Pr 3835

Mars 1993
Trimestriel

Fascicule 1
Tome 24

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

25 JAN. 1994

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

ISSN 0395-7217

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

BUREAU POUR L'ANNÉE 1992

Président :

F. RAMADE, Laboratoire d'écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex. - Tél : 69.41.78.96. et Fax : 60.19.10.12

Vice-Présidents :

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. - Tél : 91.04.16.33 et Fax : 91.04.16.35.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris

Présidents honoraires :

P. GRISON, M. LAMOTTE, G. LEMEE, P. OZENDA, G. RICOU, J.A. RIOUX.

Secrétaire Général :

P. JOUVENTIN, C.E.B.C.-C.N.R.S., Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort. - Tél : 49.09.61.11 et Fax : 49.09.65.26.

Secrétaire Général adjoint :

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05. Tél. : 43.31.49.65 et Fax.: 43.31.83.82

Trésorière :

E. GARNIER-ZARLI, Laboratoire de Biologie des Sols et des Eaux, Université Paris XII, 94000 Créteil. Tél. : 48.38.91.44 (poste 25.06 et 24.93).

Trésorier adjoint :

H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. - Tél : 40.79.32.74 et Fax : 43.36.13.39.

CONSEIL POUR L'ANNÉE 1992

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

D. BELLAN-SANTINI, (adresse ci-dessus).

G. BONIN, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Centre St-Jérôme, Université de Provence, avenue E. Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél. : 91.28.84.37 et Fax. : 91.02.05.50

F. BOURLIERE, Professeur Honoraire de l'Université, 15 avenue de Tourville, 75007 Paris. Tél. : 45.51.44.83

A. CANARD, Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. Tél. : 99.28.61.56

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél. : 64.22.37.40 et Fax. : 60.60.42.83

Y. CARTON, Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél. : 69.82.37.11

J.-J. CORRE, Laboratoire de Systématique et de Géobotanique Méditerrannéenne, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex. Tél. : 67.63.17.93

M. ECHAUBARD, (adresse ci-dessus).

B. ELKAIM, (adresse ci-dessus).

B. FROCHOT, Université de Bourgogne, B.P. 138, 21004 Dijon. Tél. : 80.39.62.41

P. GILLET, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Marine, 3 place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.

C. GIRARD, Laboratoire de Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 78850 Thivernal-Grignon. Tél. : 30.81.54.26 et Fax. : 30.81.53.27

O. GUELORGUET, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. Tél. : 67.63.91.44

C. JEANSON, Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. Tél. : 60.46.48.51 et Fax. : 60.46.57.19

P. JOUVENTIN, (adresse ci-dessus).

P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. Tél. : 28.49.00.83

P. LAGAUTERIE, D.I.R.E.N. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. Tél. : 35.72.44.33

A. LACOSTE, Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Paris-Sud, Bât. 362, 91405 Orsay Cedex.

J.-J. LAZARE, Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. Tél. : 59.05.32.11

H. MAURIN, (adresse ci-dessus).

G. PAUTOU, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. Tél. : 76.51.46.00

F. RAMADE, (adresse ci-dessus).

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex. Tél. : 76.51.46.80 et Fax. : 76.51.48.48

P. TESTARD, Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Géologie appliquée, 4 place Jussieu, 75005 Paris. Tél. : 44.27.51.34

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand. Tél. : 99.07.81.81.

f. 3835

Trimestriel
Mars 1993

Tome 24
fascicule 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041562 9

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
— TOME 24 - N° 1 —
Mars 1993

SOMMAIRE

BLANDIN P.– Éditorial 3

PONEL P.– Les Coléoptères du Quaternaire : leur rôle dans la reconstruction des paléoclimats et des paléoécosystèmes 5

COSSON R.P. & METAYER C.– Étude de la contamination des Flamants de Camargue par quelques éléments traces : Cd, Cu, Hg, Pb, Se et Zn 17

CANCELA DA FONSECA J. P .– Community composition : complexity versus diversity 31

DELHAYE L. & PONGE J.F.– Étude des peuplements lombriciens et des caractères morphologiques des humus dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France) 41

ACOT P.– La Phytosociologie de Zürich-Montpellier dans l'écologie française de l'entre-deux guerres 52

BERGANDI D.– Fundamentals of ecology de E.P. ODUM : véritable « approche holiste » ou réductionnisme masqué ? 57

Résumés de thèses 69

CONTENTS

BLANDIN P.– Foreword 3

PONEL P.– Fossil Coleoptera of quaternary sediment : importance for palaeoecological and palaeoclimatological studies 5

COSSON R.P. & METAYER C.– Heavy metals (Cd, Cu, Hg, Pb, Se, Zn) contamination of Flamingos from Camargue (France) 17

CANCELA DA FONSECA J. P .– Community composition : complexity versus diversity 31

DELHAYE L. & PONGE J.F.– Studies of earthwarm communities and morphological features of humus in the Biological Reserve of La Tillaie (State Forest of Fontainebleau, Ile-de-France) 41

ACOT P.– The Zürich-Montpellier school of phytosociology in French ecology during the interwar years 52

BERGANDI D.– E.P. ODUM's « Fundamentals of Ecology » real « holistic approach » or hidden reductionism ? 57

Thesis review 69

Éditorial

Après la création de la Société d'Écologie, en 1969, le *Bulletin d'Écologie* est très rapidement devenu une revue scientifique ouverte à tous les membres de la Société, publiant des travaux originaux, des synthèses, des actes de Colloques, des articles écrits à l'occasion de Journées scientifiques organisées par la Société seule ou conjointement avec d'autres associations scientifiques. Depuis 1970, vingt-deux tomes ont été ainsi publiés.

Depuis longtemps, les interrogations ne manquent pas sur la conception du *Bulletin d'Écologie,* le champ qu'il doit couvrir, son positionnement par rapport aux autres revues d'écologie et la place qu'il faut accorder ou non à des articles en langues étrangères, en particulier en anglais. L'affaire n'est pas simple et si, le plus souvent à mon initiative, le Conseil de la Société et l'Assemblée Générale ont débattu de ces problèmes, aucune ligne de conduite évidente ne s'est jamais dégagée. Toutefois, une enquête que j'avais lancée il y a quelques années auprès des membres de la Société avait donné d'intéressantes indications montrant un attachement à une revue essentiellement francophone, diversifiée, dont il convenait d'améliorer le niveau scientifique.

Aujourd'hui, une importance de plus en plus grande est accordée à la publication en anglais dans des revues de type international lorsqu'il s'agit d'évaluer les scientifiques, tant au moment de leur recrutement qu'au cours de leur carrière. Ceci est parfaitement justifié, même si l'on peut craindre les risques qu'entraînerait une telle tendance, si elle devenait excessive.

Dans ce contexte, il faut s'interroger sur le rôle d'une revue comme le *Bulletin d'Écologie.*

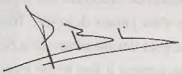
Est-ce que son caractère de revue généraliste, ouverte à tous les aspects de l'écologie doit être conservé, renforcé ? Faut-il chercher à attirer davantage d'auteurs étrangers ? Faut-il explorer certains créneaux originaux ? Dans le présent fascicule par

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

exemple, nous donnons place à deux articles sur l'histoire de l'écologie, avec l'idée que le regard des historiens des sciences ainsi que l'analyse critique des concepts sont utiles à la progression de notre discipline.

J'ai la conviction que le *Bulletin d'Écologie* peut et doit jouer un rôle utile, mais il faut le préciser. En 1993, une réflexion s'engage dans ce but, avec l'aide de quelques collègues que j'ai sollicités. Tout avis, suggestion, critique de la part des lecteurs seront les bienvenus. Il serait souhaitable de pouvoir arrêter une position au plus tard en septembre 1993, afin de la mettre en œuvre en 1994. D'un point de vue pratique, un Comité de rédaction sera mis en place, qui s'appuiera sur un Comité éditorial, qui pourrait comprendre des collègues étrangers, sa composition sera fixée au terme de la réflexion actuellement en cours. Enfin, nous chercherons également à faire évoluer la présentation matérielle de la Revue.

J'espère qu'ainsi le *Bulletin d'Écologie* remplira encore mieux que par le passé sa mission : servir l'écologie, en France et au-delà.



Patrick BLANDIN

Merci à chacun de bien vouloir régler, si ce n'est déjà fait, son abonnement 1993

Bull. Ecol., t. 24 (1) 1993 : 5-16

LES COLÉOPTÈRES DU QUATERNAIRE : LEUR RÔLE DANS LA RECONSTRUCTION DES PALÉOCLIMATS ET DES PALÉOÉCOSYSTÈMES*

Philippe PONEL

Laboratoire de Botanique historique et Palynologie,
URA CNRS D1152, Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme,
F-13397 Marseille Cedex 20, France.

SUMMARY
(original scientific paper)

FOSSIL COLEOPTERA OF QUATERNARY SEDIMENT : IMPORTANCE FOR PALAEOECOLOGICAL AND PALAEOCLIMATOLOGICAL STUDIES
Fossil Coleoptera are abundant in almost every type of quaternary sediment. In most of the cases the fossil species are absolutely identical to modern living species. Morphological and physiological stability, narrow ecological needs and rapidity of response to environmental changes make beetles exceptional material for palaeoecological and palaeoclimatological studies.

KEY WORDS : Insects, Coleoptera, Quaternary, Palaeoclimatology, Palaeoecology.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les Coléoptères fossiles sont abondants dans presque tous les sédiments quaternaires. Dans la très grande majorité des cas les espèces fossiles sont absolument identiques aux espèces vivantes actuelles. Leur stabilité morphologique et physiologique, leurs exigences écologiques le plus souvent très strictes, la rapidité de leur réponse aux changements de leur environnement, en font un matériau exceptionnel dans la recherche paléoécologique et paléoclimatique.

MOTS CLÉS : Insectes, Coléoptères, Quaternaire, Paléoclimatologie, Paléoécologie.

AVANT-PROPOS

Bien que la présence d'insectes fossiles dans les sédiments pléistocènes soit connue depuis longtemps (les premières publications sur ce thème remontent, en effet, au milieu du siècle dernier), ce n'est pourtant que depuis une trentaine d'années tout au plus que l'Entomologie du Quaternaire a pris rang de discipline scientifique majeure dans l'exploration de deux principales voies de recherche : la reconstruction des paléoenvironnements et les reconstructions paléoclimatiques. Par leur sensibilité et leur rapidité de réponse aux modifications de leur environnement, les insectes (et surtout les Coléoptères, qui sont les mieux connus) s'avèrent en effet être dans ces domaines de précieux éléments bio-indicateurs.

Très développée en Grande-Bretagne sous l'impulsion de l'équipe de Birmingham (G.R. COOPE, P.J. OSBORNE, F.W. SHOTTON), en pleine expansion dans l'ensemble de l'Europe du Nord (J. BÖCHER, G. LEMDAHL, W. HOFMANN), en Bélarus (V.I. NASAROV), aux Etats-Unis (A. ASHWORTH, S. ELIAS, A.V. MORGAN) et au Canada (J.V. MATTHEWS), cette branche de la Paléoécologie reste assez largement méconnue en France. Il nous a donc semblé opportun de présenter aux scientifiques français un aperçu des bases théoriques, des méthodes et des buts de la Paléoentomologie du Quaternaire.

INTRODUCTION

L'abondance des restes d'insectes dans certains types de sédiments d'accès facile (par exemple la tourbe) ne pouvait évidemment pas échapper aux anciens entomologistes tels BOLTON (1862), FLACH (1884), LOMNICKI (1894), SCUDDER (1877, 1898, 1900), les français FLICHE (1875, 1876), MEUNIER (1900) et surtout LESNE (1918a, 1918b, 1920a, 1920b, 1927). Cependant, la rareté des publications consacrées à ce thème jusqu'aux années cin-

* Manuscrit reçu le 13 mai 1992 ; version révisée acceptée pour publication le19 novembre 1992.

quante témoigne d'une répugnance certaine à aborder ce domaine d'étude.

Cette attitude est essentiellement fondée sur deux postulats erronés, mais naguère encore solidement ancrés dans les esprits : tout d'abord la prétendue impossibilité d'identifier, à partir de fragments, la plupart des espèces d'insectes ; mais aussi, et surtout, la croyance en l'évolution rapide des espèces, qui conduisit dans le passé maints entomologistes à décrire comme espèces nouvelles la plupart des insectes extraits des sédiments quaternaires, et cela d'autant plus aisément que ces entomofaunes étaient fréquemment découvertes associées à de grands Mammifères eux-mêmes depuis longtemps éteints (Mammouth, Mégaceros...). Pendant longtemps, la Paléoentomologie quaternaire s'est donc trouvée reléguée dans une sorte de « no man's land » inexploré aux confins de la biologie et de la paléontologie classique (COOPE, 1979), jusqu'à ce que cette discipline originale prenne son véritable essor dans les années 1955 - 1960 grâce à des travaux conduits dans un cadre sédimentaire et stratigraphique rigoureux, et facilités par la mise au point de méthodes d'extraction et d'étude simples mais efficaces (COOPE, 1965, 1970, 1977, 1979).

NATURE, PRÉSERVATION, EXTRACTION, IDENTIFICATION DES FOSSILES D'INSECTES QUATERNAIRES

D'une manière générale, les sédiments riches en macrorestes végétaux s'avèrent presque toujours riches en fossiles d'insectes ; il s'agit le plus souvent de dépôts organiques piégés dans des formations lacustres ou fluviatiles. Les tourbes recèlent de grandes quantités d'insectes parfois magnifiquement préservés lorsque l'acidité du milieu n'est pas excessive, et qu'il est aisé de mettre à jour en brisant simplement à la main les blocs de sédiment. Il est important de souligner que des sédiments considérés comme « stériles » par les palynologues se révèlent souvent parfaitement exploitables par les paléoentomologistes (c'est notamment le cas des sables), sous réserve que ces sédiments soient restés constamment humides et à l'abri de l'air, donc soustraits à une rapide dégradation due à l'activité des micro-organismes en présence d'oxygène.

MODE D'ÉCHANTILLONNAGE

Le prélèvement de sédiments destinés à l'analyse peut dans le cas le plus simple être pratiqué directement sur la paroi préalablement rafraîchie d'une excavation artificielle ou d'un effondrement naturel. Le volume de l'échantillon à prélever étant évidemment lié à la richesse en restes d'insectes du sédiment (sinon aux capacités physiques du collecteur), il est recommandé de procéder à un échantillonnage préliminaire destiné à l'évaluer. L'expérience montre, cependant, que des volumes inférieurs à 2000 ou 3000 cm^3 sont rarement exploitables. Autant que possible, l'échantillonnage doit être pratiqué de manière continue, par niveaux de 5 à 10 cm d'épaisseur. Pour des raisons évidentes d'homogénéité stratigraphique, un échantillonnage plus fin n'est pas recommandé.

Dans les cas fréquents où la difficulté d'accès rend un tel mode de prélèvement impossible (tourbière, marais, lac...), la seule méthode praticable reste le carottage (au besoin depuis une plate-forme flottante). Dans ce cas, l'usage d'un carottier de gros diamètre (au moins 10 cm) est fort recommandé. Il est par ailleurs nécessaire d'effectuer plusieurs carottages parallèles, de manière à extraire une quantité suffisante de sédiment. La correspondance stratigraphique de tous les profils sédimentaires carottés peut être établie sans trop de difficultés à partir des caractéristiques structurales, texturales, de la couleur des lithofaciès et des données de l'analyse pollinique.

Après échantillonnage, chaque prélèvement est conservé dans un double sac de polyéthylène soigneusement clos (le dessèchement du sédiment est habituellement catastrophique pour les sclérites d'insectes) et ensuite rangé à l'abri de la lumière pour éviter le développement d'algues ou de mousses. Pour un stockage de longue durée l'utilisation d'une chambre froide est souhaitable.

EXTRACTION DES SCLÉRITES

La technique la plus couramment utilisée consiste à désagréger le sédiment dans l'eau d'un récipient muni d'un bec verseur, de manière à séparer les éléments lourds (sables et graviers), des particules fines et légères (limons, débris végétaux et animaux). Un bain prolongé du sédiment dans une solution de carbonate de sodium facilite souvent la désagrégation et n'a pas de conséquences néfastes sur la préservation des restes d'insectes. Un courant d'eau continu entraîne la fraction en suspension dans un tamis de maille égale à 300 µm. Cette dimension, retenue arbitrairement, est finalement un bon compromis, qui permet d'éviter une obturation trop rapide de l'instrument sans provoquer de pertes excessives de sclérites d'insectes. La masse de débris organiques ainsi recueillie sur le tamis est d'ordinaire volumineuse. Afin d'améliorer la concentration en restes d'insectes, on incorpore une huile minérale à faible volatilité (pétrole) aux débris organiques encore humides recueillis dans un récipient. Après élimination de l'excès d'huile, le récipient est à nouveau rempli d'eau, ce qui provoque la sédimentation de la plus grande partie des débris végétaux et la flottation de la majorité des fragments d'insectes. Le surnageant est alors récupéré, lavé au moyen d'un détergent, rincé à l'alcool et trié à la pince fine sous microscope stéréoscopique de ma-

nière à isoler les sclérites. Ils sont enfin stockés en alcool à 90° ou collés sur des fiches de bristol découpées au format des lames porte-objet, le bristol et la lame étant séparés par deux cales de carton épais, et l'ensemble maintenu par une feuille d'aluminium découpée et pliée.

L'inconvénient majeur de ce procédé d'extraction est la désarticulation presque toujours totale des spécimens, avec pour conséquence un surcroît de difficultés lorsqu'il s'agit d'étudier des assemblages complexes, riches de plusieurs centaines d'espèces. Cet inconvénient est cependant largement compensé par la simplicité, la rapidité, l'efficacité et le faible coût de cette technique.

Le magnifique état de préservation des pièces, qui souvent portent encore soies ou écailles, amène fréquemment le paléoentomologiste à s'interroger sur l'âge réel de certains sclérites et sur l'éventualité d'une contamination par un spécimen actuel.

L'expérience aidant, ce problème est relativement facile à surmonter après une étude attentive du matériel. Observé à sec, un sclérite fossile se déforme en effet très rapidement, souvent même l'aspect du tégument se modifie en quelques minutes : des rides apparaissent, le relief s'accentue, les couleurs physiques s'altèrent... Outre ces phénomènes, la présence de particules de sédiment adhérant aux sclérites ou emplissant leurs cavités indique clairement qu'il ne peut s'agir de pièces provenant d'une contamination récente.

LES ASSEMBLAGES PALÉOENTOMOLOGIQUES

Les fragments d'insectes extraits des sédiments appartiennent à de nombreux Ordres : Coléoptères, Diptères, Hyménoptères, Hétéroptères, Trichoptères... Parmi les Diptères, les capsules céphaliques des larves de Chironomidae sont parfois présentes en quantités considérables dans les sédiments lacustres. Les sclérites larvaires (et particulièrement le frontoclypeus) des Trichoptères sont souvent bien conservés et suffisamment caractérisés pour autoriser une identification à l'échelon spécifique dans de nombreux cas. Ces insectes aquatiques apportent toujours de précieux renseignements sur les caractéristiques du cours d'eau (vitesse du courant, température). Curieusement les Orthoptères et les Odonates pourtant bien représentés dans les milieux palustres actuels sont rarement obtenus sous forme fossile, probablement en raison d'une fragilité particulière de leur tégument.

Ce sont cependant les Coléoptères qui, de tous les insectes, présentent le plus grand intérêt pour les recherches paléoentomologiques, en raison :

– de l'excellente conservation des individus en milieu sédimentaire, qualité d'importance majeure que les Coléoptères doivent à la robustesse de leur tégument. Cette conservation paraît presque illimitée lorsque les conditions sont optimales (ambiance humide et anaérobie).

– de l'abondance de sclérites dans tous les types de sédiments satisfaisant aux conditions précédentes.

– de la grande richesse en espèces, puisque l'ordre des Coléoptères renferme environ 350 000 espèces décrites qui témoignent d'une variété de préférences écologiques inégalée dans le règne animal.

Enfin, les Coléoptères étant certainement l'un des groupes les mieux connus du point de vue de la taxonomie, de la biogéographie et de l'écologie des faunes actuelles, une masse considérable de données est aisément disponible dans la littérature. En matière d'études paléoenvironnementales, ces caractéristiques sont fondamentales, et le grand nombre de travaux qui leur ont été consacrés (Buckland & Coope, 1991) en est évidemment la conséquence directe.

IDENTIFICATION

La principale difficulté rencontrée par le paléoentomologiste est l'impossibilité presque totale d'utiliser pour son propre matériel les clés de détermination élaborées par les taxonomistes pour faciliter l'identification des spécimens actuels. Ces clés reposent en effet sur un ensemble de critères diagnostiques issus de l'étude d'exemplaires complets, cas de figure rarement réalisé en paléoentomologie. En pratique, la seule méthode utilisable est l'étude comparative des sclérites fossiles avec les pièces correspondantes provenant d'exemplaires modernes ; l'accès à une banque de données (collection de référence aussi complète que possible) est donc indispensable. Cette méthode s'apparente, en fait, à celle des paléontologues travaillant sur les Vertébrés (Buckland & Coope, 1991).

Si tous les détails de la structure des sclérites sont utilisés dans le travail d'identification, la microsculpture s'avère être, cependant, d'une grande importance lorsque l'on ne dispose que de petits fragments de cuticule. Dans de nombreux cas, il est ainsi possible d'identifier un fragment d'élytre de quelques dixièmes de millimètre au niveau générique, et parfois même au niveau spécifique. C'est souvent le cas chez les Coléoptères Dytiscidae et Carabidae, notamment, dont l'ornementation et la microréticulation des téguments sont très variées. Dans la grande majorité des cas, un microscope stéréoscopique courant est parfaitement adapté à l'étude de ces caractères de la cuticule. Il est parfois utile, cependant, d'approfondir l'observation au moyen d'un microscope épiscopique, ou même d'un microscope électronique à balayage.

Dans d'autres circonstances favorables, l'étude des génitalia mâles, dont on connaît la valeur en systématique moderne, peut même être pratiquée. Il s'agit, soit de pièces de grande taille obtenues isolément, soit d'organes en place dans l'abdomen resté intact et faciles à préparer, après dissection, selon les méthodes classiques préconisées pour les spécimens actuels. Il est alors aisé de comparer l'organe

fossile avec les illustrations qui accompagnent généralement les descriptions des monographies modernes.

Il faut cependant toujours garder à l'esprit, lors de l'identification, que certaines transformations peuvent modifier assez sensiblement l'aspect des sclérites. Outre les altérations provoquées par l'attaque des micro-organismes ou la décomposition, on constate souvent sur les fossiles une nette accentuation des inégalités de la cuticule par rapport aux spécimens actuels. De même un assombrissement des téguments des insectes testacés est fréquemment observé. Enfin, l'aspect d'un sclérite, en particulier des élytres, observé isolément sur fond clair, diffère souvent beaucoup de la pièce équivalente observée en place (même sans l'intervention de modifications post mortem) : l'ensemble du sclérite apparaît plus clair, les taches claires, lorsqu'elles existent, sont plus apparentes.

En dépit de ces quelques difficultés, qui peuvent déconcerter les non initiés, une détermination au niveau spécifique est possible dans la majorité des cas. Cet atout majeur confère aux reconstructions paléoenvironnementales et paléoclimatiques basées sur les Coléoptères une précision et une fiabilité exceptionnelles.

Les résultats des analyses paléoentomologiques sont habituellement réunis dans un tableau chiffré à double entrée, dans lequel les espèces forment les lignes, et les divers niveaux sédimentaires les colonnes. Cependant, une représentation graphique sous forme d'histogrammes est de plus en plus souvent adoptée pour des raisons de clarté.

LA STABILITÉ MORPHOLOGIQUE DES COLÉOPTÈRES

L'un des résultats les plus marquants mis en évidence par les travaux des paléoentomologistes modernes, et en particulier par ceux de G.R. COOPE durant les trente dernières années, est sans conteste la mise en évidence de la grande stabilité morphologique des Coléoptères au cours du Quaternaire. Il est toutefois peu vraisemblable que ce caractère soit propre aux Coléoptères (COOPE, 1970) puisque chaque fois qu'il est possible d'identifier des sclérites d'insectes appartenant à d'autres ordres on constate apparemment le même degré de stabilité évolutive. En ce domaine la valeur de l'information fournie par les Coléoptères est essentiellement liée à leur abondance dans les sédiments, conséquence de la robustesse de leur exosquelette, qui en fait de loin l'Ordre d'insectes le mieux connu au plan paléobiologique.

On ne connaît pas un seul cas incontestable de disparition d'espèce pendant le Quaternaire. LINDROTH (1948) et COOPE (1968a, 1970) ont montré que toutes les espèces fossiles considérées comme sans équivalent moderne ont finalement été retrouvées à l'état vivant, mais parfois très loin des sites fossilifères. C'est le cas d'*Helophorus wandereri* D'Orchymont, décrit à partir de spécimens fossiles extraits de sédiments würmiens de Grande-Bretagne et, en fait, identique à *Helophorus obscurellus* Popp., espèce vivant actuellement en Russie arctique (COOPE, 1968b).

Dans d'autres circonstances, ce sont les altérations post-mortem qui sont à l'origine de la description de nouvelles espèces, comme par exemple, *Notiophilus coriaceus* Henriksen, qui n'est autre qu'un spécimen de *N. aquaticus* L. dont les rugosités élytrales inhabituelles sont simplement la conséquence de modifications subies lors du processus de fossilisation, qu'un simple traitement chimique en laboratoire suffit à reproduire (LINDROTH, 1948).

La croyance en une spéciation des insectes au cours du Quaternaire est relativement aisée à expliquer si l'on se réfère aux traités modernes de génétique et de biogéographie des insectes contemporains, qui peuvent donner l'impression qu'une intense spéciation est à l'oeuvre ; et en effet il ne serait pas illogique d'admettre que cette dynamique agit au même rythme depuis un ou deux millions d'années, c'est-à-dire depuis un ou deux millions de générations pour la majorité des espèces. On pourrait également imaginer que l'importance des bouleversements climatiques pléistocènes ait été un facteur d'évolution rapide ; en réalité il n'en est rien, et ce sont au contraire ces bouleversements qui, par le brassage de gènes qu'ils ont provoqué, ont été un facteur de stabilité des espèces (BUCKLAND & COOPE, 1991). Ainsi, jusqu'à présent, les recherches de COOPE et de ses élèves tendent à montrer qu'aucune évolution morphologique n'est intervenue chez les Coléoptères pendant les 500 derniers millénaires, au moins dans les limites géographiques de l'Europe du Nord et de l'Amérique du Nord où les paléofaunes de Coléoptères ont fait l'objet des travaux les mieux documentés.

Cette stabilité est illustrée par quelques exemples :

Les Coléoptères Hydraenidae du genre *Hydraena* se caractérisent par des génitalia mâles d'une extraordinaire complexité, présentant de nombreuses apophyses dont la forme est très stable pour une espèce donnée. Cependant les génitalia d'un spécimen mâle d'*Hydraena riparia* bien conservé, découvert dans des sédiments interglaciaires (Mindel Riss ?) des environs de Birmingham ne présentent aucune différence avec ceux de spécimens modernes (SHOTTON & OSBORNE, 1965).

Helophorus aquaticus (Col. Hydrophilidae) est représenté en Europe par deux formes, l'une orientale, l'autre occidentale, probablement liées à des degrés de continentalité différents. Les fossiles découverts dans les Iles Britanniques montrent que cette séparation morphologique s'est effectuée précocement puisque des spécimens appartenant à l'une de ces deux formes et âgés d'environ 39 000 ans BP ont été découverts à Rochester, tandis qu'un spécimen appartenant à l'autre forme a été extrait de sédiments âgés d'au moins 100 000 ans BP (éémiens) dans le Lincolnshire (ANGUS, 1973).

En revanche, au delà d'un million d'années, de légères différences entre spécimens fossiles et spécimens modernes apparaissent. Les assemblages paléoentomologiques de Cape Deceit (Alaska) datés de 2 à 2,5 millions d'années ont fourni de très nombreux restes d'un Coléoptère Staphylinidae, *Tachinus apterus* Campbell. Si les spécimens modernes de cette espèce sont brachyptères (à ailes membraneuses et élytres de taille réduite), les spécimens fossiles de Cape Deceit présentent incontestablement un meilleur développement de ces appendices, suggérant l'intervention d'une évolution subtile mais nette (MATTHEWS, 1974, 1977). Le cas de *Tachinus apterus* demeure toutefois une exception.

Il est exceptionnel de rencontrer des assemblages beaucoup plus anciens. A Lava Camp, près du Détroit de Béhring (Alaska), des coulées de lave ont recouvert des sédiments riches en restes végétaux et animaux, qui de ce fait ont pu être datés indirectement du Pliocène (5,7 +/- 0,2 millions d'années, datage Potassium-Argon appliqué aux échantillons de basaltes). Les spécimens de Coléoptères, en majorité Staphylinidae et Carabidae, sont assez bien conservés et dans certains cas l'étude des génitalia mâles et femelles a pu même être pratiquée. Cependant l'identification des fossiles n'a été effectuée qu'exceptionnellement au niveau spécifique, soit parce qu'ils appartiennent à des groupes mal connus, soit, surtout, parce qu'ils correspondent à des taxons aujourd'hui disparus (HOPKINS *et al.*, 1971).

L'ÉVOLUTION PHYSIOLOGIQUE

L'éventualité d'une évolution physiologique masquée par une stabilité morphologique pendant le Quaternaire est certainement l'argument le plus sérieux opposé aux reconstructions paléoécologiques et paléoclimatiques basées sur les Coléoptères fossiles. Il est en effet clair que si la physiologie des espèces (donc leur biologie et leur écologie) a subi une évolution au cours du Quaternaire, les conclusions tirées de l'étude des assemblages fossiles ne peuvent plus être considérées comme valides. Cependant, bien qu'aucune preuve directe de la stabilité physiologique des Coléoptères ne puisse être invoquée, il est possible de rejeter l'hypothèse d'une éventuelle évolution par un raisonnement simple : si tous les assemblages quaternaires fossiles ont des homologues dans les assemblages actuels, comme c'est le cas à de très rares exceptions près, il est évident qu'aucune évolution physiologique n'est intervenue depuis, sauf à admettre la possibilité d'une évolution parallèle de toutes les espèces formant ces assemblages, ce qui est hautement improbable.

Il est nécessaire, cependant, de signaler que certains rares assemblages de Coléoptères réunissent des espèces incompatibles sur le plan écologique ou climatique. Plusieurs raisons l'expliquent. D'une part, les espèces d'un même assemblage peuvent être originaires d'un vaste territoire écologiquement non homogène (on peut d'ailleurs trouver des assemblages actuels hétérogènes de ce type dans les masses de détritus accumulés par les cours d'eau en période de crue, et qui rassemblent des individus originaires de milieux très variés et géographiquement éloignés) ; d'autre part, la possibilité que ces assemblages paradoxaux puissent provenir de sédiments déposés sous climats sans équivalents actuels ne peut être écartée. Enfin, la rapidité, sinon la brutalité, des changements climatiques pléistocènes peut-être également un facteur à l'origine de la réunion, dans un même assemblage, de Coléoptères aux exigences climatiques apparemment inconciliables dans la situation actuelle de stabilité relative des climats (COOPE, 1965).

DÉPLACEMENT DES ESPÈCES ; IMPLICATIONS CLIMATIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES

L'abondance du matériel entomologique subfossile disponible tout au long du Quaternaire, et en particulier au cours des deux derniers cycles climatiques, a permis de mettre en évidence des déplacements d'espèces de grande ampleur (plusieurs milliers de kilomètres), évidemment en rapport avec l'importance des bouleversements climatiques qui sont intervenus durant cette période.

Pour des raisons historiques, ce sont surtout les Iles Britanniques qui ont fourni les données les plus abondantes (essentiellement parce que le regain d'intérêt pour la Paléoentomologie s'est manifesté voici une quarantaine d'années au Royaume-Uni). Cependant, les premiers résultats obtenus sur le continent (PONEL, 1989 ; PONEL & COOPE, 1990 ; PONEL *et al.*, 1992) montrent, comme on pouvait s'y attendre, que ces événements biogéographiques ont également été enregistrés à des latitudes plus méridionales (les régions méditerranéennes restant, toutefois, encore totalement inexplorées dans ce domaine).

LE PLÉISTOCÈNE MOYEN ET L'ÉEMIEN

La longue période qui précède la dernière grande glaciation n'est encore connue que par des études ponctuelles, basées sur des assemblages entomologiques datés avec une grande imprécision car situés en dehors des limites de validité des datations au radiocarbone. Les informations chronologiques qui suivent sont donc essentiellement fournies à titre indicatif. Par ailleurs, la plupart des assemblages décrits dans ce chapitre sont issus de travaux en cours menés par G R. COOPE, en grande partie encore à l'état de manuscrits.

Une des plus anciennes entomofaunes fossiles quaternaires connues de Grande-Bretagne est celle de

Broomfield (Essex). Composé d'environ 70 taxons, cet assemblage dont l'âge est estimé à 700 000 ans BP comporte quelques espèces qui suggèrent un climat plus chaud que l'actuel, comme par exemple *Odacantha melanura* (L.), *Coroebus elatus* (F.), *Coroebus undatus* (F.), *Onthophagus similis* (Scriba), et surtout *Ataenius horticola* Har., Scarabéide à répartition est-méditerranéenne.

D'âge voisin, peut-être même encore plus ancien, l'assemblage de Brandon (Warwickshire) est riche de plus de 100 taxons dont certains ne font plus partie de la faune britannique actuelle, comme *Anotylus gibbulus* (Epp.), *Dupophilus brevis* Muls. Rey, *Micropeplus hoogendorni* Matthews. Dans son ensemble, cet assemblage évoque un climat voisin de l'actuel et une ambiance forestière.

La présence de *Micropeplus hoogendorni* dans cet assemblage est intéressante car cette espèce décrite par Matthews (1970) d'Alaska et du Nord-Ouest du Canada sur des spécimens fossiles d'âge tertiaire a été retrouvée dans deux autres sites d'Angleterre, the Brays Pit (Hereford & Worcester) et Waverley Wood (Warwickshire), dans des sédiments beaucoup plus récents (Pléistocène moyen inférieur). Cette espèce paraît actuellement éteinte mais la possibilité qu'elle soit retrouvée un jour vivante ne peut être écartée.

Postérieur à l'entomofaune de Broomfield, l'assemblage d'Ardleigh (Essex) est composé d'une quarantaine de taxons dont beaucoup sont aujourd'hui absents des îles Britanniques, comme :

Diacheila polita (Fald.) (Fig. 1)
Bembidion fellmanni (Mann.)
Bembidion dauricum (Motsch.)
Bembidion hasti Sahlb.
Helophorus arcticus Brown
Helophorus obscurellus Popp.
Pycnoglypta lurida (Gyll.)
Boreaphilus nordenskioeldi Makl.
Boreaphilus henningianus Sahlb.

Ces espèces actuellement cantonnées à la Scandinavie ou à la Russie arctique évoquent un milieu de toundra et des conditions climatiques d'une extrême rudesse.

Le site de Hoxne (Suffolk) est célèbre pour l'abondant matériel qui y a été découvert et qui témoigne d'une fréquentation humaine régulière dès le Paléolithique inférieur. En outre, la richesse des documents fossiles concernant la flore et la faune associées a permis de préciser le contexte paléoécologique de ces découvertes. Une entomofaune composée de plus de 100 taxons a été recueillie

Fig. 1.– Répartition mondiale actuelle de *Diacheila polita* (Fald.).
Modern world distribution of Diacheila polita *(Fald.).*

dans l'une des excavations du site et évaluée à environ 400 000 ans BP. Dans son ensemble cette faune évoque un environnement semblable à un marécage, surtout vers le haut de la séquence, avec de nombreux carabiques ripicoles, Dytiscides, Hydrophilides, Curculionides et Chrysomélides liés aux plantes palustres, comme par exemple :

Oodes helopioides (F.)
Odacantha melanura (L.)
Copelatus haemorrhoidalis (F.)
Rhantus grapei (Gyll.)
Coelostoma orbiculare (F.)
Hydrobius fuscipes (L.)
Bagous collignensis (Hbst.)
Tanysphyrus lemnae (Payk.)
Thryogenes festucae (Hbst.)
Donacia pl. sp.
Plateumaris pl. sp.
Prasocuris phellandrii (L.)

D'autres Coléoptères indiquent la présence d'arbres, comme *Melasis buprestoides* (L.), *Isorhipis melasoides* (Cast.), liés aux vieux bois pourris ; *Diplocoelus fagi* Guér., *Diaclina fagi* (Panz.), *Colydium elongatum* (F.), corticoles ; *Rhynchaenus quercus* (L.), lié aux chênes. La présence de plusieurs espèces méridionales actuellement éteintes en Grande-Bretagne suggère des températures légèrement supérieures à celles qui règnent aujourd'hui dans la région.

L'assemblage de Stanton Harcourt (Oxfordshire), beaucoup plus récent, est lui aussi entièrement dépourvu d'éléments pouvant suggérer un climat plus froid que le climat actuel. La plupart des espèces identifiées font en effet partie de la faune entomologique de l'Angleterre méridionale et sont exclues de la majeure partie de la Scandinavie, comme *Bembidion properans* Steph., *B varium* (Ol.), *B. gilvipes* Sturm, *B. articulatum* (Panz.), *B. octomaculatum* (Goeze). Une exception notable : *Anotylus gibbulus* (Epp.), staphylin aujourd'hui cantonné aux montagnes du Caucase.

Les insectes aquatiques ou fréquentant les milieux humides dominent (Carabiques, Dytiscides, Hydrophilides), mais de nombreux taxons coprophiles appartenant aux genres *Cercyon, Platysthetus, Oxytelus, Aphodius* etc., témoignent aussi de la présence de grands Mammifères. Les Chrysomélides et les Curculionides sont également abondants et sont un indice de la variété de la flore. En revanche les espèces réellement liées aux arbres sont peu nombreuses : *Rhynchaenus quercus* (L.) lié aux chênes, *Rhynchaenus rufitarsis* Germ. lié aux peupliers, *Xyleborus dryographus* (Ratz.) polyphage. Cet assemblage de plus de 120 espèces est estimé à 200 000 ans BP

Un bon exemple d'entomocénose éémienne (dernier interglaciaire) est fourni par l'assemblage de Trafalgar Square, mis à jour à l'occasion de travaux de terrassements sur cette célèbre place londonienne. A une faune de grands Mammifères typiquement africains (lions, hippopotames…) a été découverte associée une faune de Coléoptères dont l'aire actuelle de répartition est surtout méridionale, avec de nombreux Scarabéides coprophages comme *Onitiicellus fulvus* (Goeze), *Caccobius schreberi* (L.), *C. histeroides* (Mén.), *Onthophagus taurus* (Schreb.), *O. furcatus* (F.), *O. massai* Baraud, cette dernière espèce actuellement considérée comme endémique de Sicile. Les autres catégories écologiques présentes dans cet assemblage de 160 taxons incluent également des espèces méridionales actuellement absentes des Iles Britanniques et parfois même du nord et du centre de la France. Il s'agit par exemple de *Chlaenus variegatus* (Fourcr.), *C. festivus* (Panz.), *Oodes gracilis* Villa, *Bembidion octomaculatum* (Goeze) parmi les espèces ripicoles ; *Cybister lateralimarginalis* (DeG.) parmi les aquatiques ; *Pycnomerus terebrans* (Ol.) et *Scolytus koenigi* Schew parmi les xylophages. Cette faune « chaude » a été datée d'environ 120 000 ans BP.

LA GLACIATION WÜRMIENNE

L'interglaciaire éémien prend fin vers approximativement 110 000 ans BP (ZAGWIJN, 1989). La période qui lui succède, très froide dans son ensemble mais entrecoupée d'épisodes relativement tempérés appelés « interstades », correspond à la glaciation de Würm, ou « Devensian Glaciation » des auteurs britanniques.

Les premiers assemblages de Coléoptères obtenus en Grande-Bretagne pour cette période (COOPE, 1959 ; MORGAN, 1973) évoquent un environnement forestier de type scandinave, à base de conifères, de bouleaux et de saules, comme en témoigne la présence de Coléoptères inféodés à ces essences : *Scolytus ratzeburgi* Jans., *Blastophagus piniperda* (L.), *Ampedus balteatus* (L.), *Harminius undulatus* (DeG.) (COOPE, 1959). D'un point de vue climatique, ces assemblages correspondent assez bien aux conditions régnant actuellement en Finlande centrale, avec des températures moyennes de juillet d'environ 15°C (COOPE, 1975) et sont représentatifs d'un épisode climatique daté de 95 000 ans BP : l'interstade de Chelford (probablement équivalent à l'interstade de Brörup) (ZAGWIJN, 1989).

A l'interstade de Chelford succède une courte période très froide qui peut être datée d'environ 90 000 ans BP. Plusieurs sites britanniques ont livré pour cet épisode des assemblages de Coléoptères caractérisés par leur répartition actuelle de type alpin ou boréo-alpin (COOPE, 1975), avec notamment :

Diacheila polita (Fald.)
Diacheila arctica (Gyll.)
Bembidion fellmanni (Mann.)
Pterostichus blandulus (Mill.)

Helophorus obscurellus (Popp.)
Ochthebius kaninensis (Popp.)
Boreaphilus henningianus (Sahlb.)
Boreaphilus nordenskioeldi (Makl.)
Olophrum boreale (Payk.)
Simplocaria metallica (Sturm)

Toutes ces espèces vivent actuellement dans les régions arctiques de la Russie, dans des conditions climatiques sévères : températures moyennes de juillet ne dépassant pas 10°C et températures hivernales de -13°C à -24°C. Selon toute vraisemblance, des conditions à peu près identiques prévalaient en Grande-Bretagne et probablement dans une grande partie de l'Europe moyenne, durant les 5 000 ou 6 000 ans qui précédèrent l'interstade d'Isleworth (LOWE & WALKER, 1984 ; COOPE, 1975).

Vers 85 000 ans BP un climat tempéré s'installe pour une courte période, comme en témoigne la faune découverte sur le site d'Isleworth (COOPE & ANGUS, 1975). Cet événement climatique d'une importance considérable induit une transformation complète de la faune de Coléoptères : à la suite de ce brusque réchauffement, les espèces boréales et boréo-alpines disparaissent et sont remplacées par des éléments d'Europe moyenne et d'Europe méridionale, aujourd'hui en grande partie absents de Grande-Bretagne. Tel est le cas de :

Calosoma reticulatum F.
Chlaenius tristis (Schall.)
Hydrochus flavipennis Kust.
Helophorus pallidus Gebl
Cercyon bifenestratus Kust.
Hister funestus Er.
Emus hirtus (L.)
Aphodius bonvouloiri Har.
Aphodius costalis Gebl.
Opetiopalpus scutellaris Panz.
Haltica carduorum Guér.
Chaetocnema obesa (Boield.)
Longitarsus apicalis (Beck.)
Cathormiocerus curviscapus Stierl.
Otiorhynchus mandibularis Redt.
Pseudocleonus cinereus (Schrank)
Lixus iridis Ol.
Rhynchites pubescens (F.)

D'un point de vue climatique, des valeurs de 18°C pour les températures moyennes de juillet, et de 0 à -2°C pour les températures moyennes de janvier, sont attribuées à cet épisode.

Il est très remarquable qu'en dépit de ces conditions climatiques qui paraissent clémentes, les assemblages contemporains de cet épisode n'aient pas fourni un seul taxon lié à un milieu arboré. Cette anomalie apparente a suscité plusieurs tentatives d'explications. L'éventualité d'hivers très froids (c'est-à-dire avec des températures moyennes de janvier atteignant -15°C), abaissant la température moyenne annuelle au- dessous de 0°C, est absolument incompatible avec les assemblages de Coléoptères obtenus, et ne peut donc être retenue. En revanche, il est très vraisemblable que l'inégalité des vitesses de migration entre la végétation arboréenne et les Coléoptères soit responsable de cette situation paradoxale, si l'on tient compte, de surcroît, de la brièveté de cet interstade, de la sévérité du climat avant et après cet épisode, et de la grande distance que les essences arboréennes ont eu à parcourir depuis leurs refuges méridionaux (LOWE & WALKER, 1984). Enfin, l'hypothèse d'une intense pression de pâturage due à l'abondance des grands vertébrés herbivores peut également être prise en compte (COOPE & ANGUS, 1975).

Avec l'installation de la glaciation wurmienne proprement dite, peu avant 70 000 ans BP, un climat froid réapparaît. La totalité des espèces méridionales de Coléoptères est éliminée alors que les espèces boréales qui avaient déjà colonisé les Iles Britanniques au début du Würm se réinstallent. A ces insectes nordiques vient s'ajouter un important contingent d'espèces actuellement cantonnées à l'Asie orientale (COOPE, 1973, 1975) telles que :

Carabus meander Fisch.
Agabus clavicornis Sharp.
Helophorus aspericollis Angus
Helophorus jacutus Popp.
Helophorus mongoliensis Angus
Oxytelus gibbulus (Epp.)
Tachinus jacuticus Popp.
Aphodius holdereri Reitt.

Les nombreux sites d'Angleterre qui ont fourni des assemblages de Coléoptères de ce type permettent d'assigner à cette période froide une durée d'environ 15 000 années, avec des températures moyennes de juillet estimées à 10°C au plus, et des températures hivernales moyennes inférieures à -20°C (COOPE, 1975). En outre, l'importance du contingent asiatique suggère un degré de continentalité bien supérieur à l'actuel. Cette période où un climat froid et continental prédomine semble cependant avoir été interrompue par des épisodes un peu plus chauds, comme en témoigne la faune d'Upton Warren (COOPE, SHOTTON & STRACHAN, 1961) : cet assemblage de plus de 170 taxons est formé d'une importante composante nordique mais aussi d'assez nombreuses espèces plus méridionales. L'abondance de Coléoptères phytophages, Chrysomélides et Curculionide, suggère une certaine variété floristique mais sans aucun indice de présence d'arbres (à l'exception, peut-être, de saules nains).

Une péjoration climatique continue aboutit vers 25 000 ans BP à l'apparition de conditions climatiques d'une

extrême sévérité et à un maximum de froid vers 18 000 ans BP. Ces rudes conditions se traduisent par la grande pauvreté en espèces des rares assemblages de Coléoptères obtenus pour cette période. Les petites entomofaunes découvertes sur le site de Lea Valley (21 580 ans BP) par COOPE & TALLON (1983), sur le site de Colne Valley par COOPE (1982) et sur le site de Dimlington (18 000 ans BP) par PENNY *et al.* (1969) sont représentatives de cette période, avec les espèces :

Diacheila polita (Fald.)
Dyschirius septentrionum Munst.
Bembidion hasti Sahlb.
Pterostichus blandulus Mill.
Oreodytes alpinus (Payk.)
Helophorus glacialis Villa
Helophorus obscurellus Popp.
Helophorus jacutus Popp.
Olophrum boreale (Payk.)
Pycnoglypta lurida (Gyll.)
Boreaphilus henningianus Sahlb
Boreaphilus nordenskioeldi Makl.
Tachinus coelatus Ullrich
Tachinus jacuticus Popp.
Simplocaria metallica (Sturm)
Syncalypta cyclolepida (Münst.)

Une telle communauté composée d'espèces capables de tolérer des conditions thermiques extrêmement hostiles peut être actuellement observée dans les toundras de la Péninsule de Kanin en Russie arctique, où les températures moyennes de juillet atteignent à peine 9,5°C alors que les températures moyennes de février s'abaissent jusqu'à -10,9°C (COOPE & TALLON, 1983). Il faut cependant bien noter que ces trois exemples correspondent plutôt à de courts épisodes moins hostiles à la vie animale, et ne sont pas représentatifs de l'ensemble du maximum würmien, plus proche en réalité d'un véritable désert polaire, totalement dépourvu de faune.

LE TARDIGLACIAIRE

La fin de la glaciation würmienne et marquée par plusieurs importants changements climatiques intervenant entre 15 000 ans BP et 10 000 ans BP (approximativement) : un ultime interstade tempéré (entre 13 000 ans BP et 11 000 ans BP) survient au milieu d'une période très froide, et précède de peu le réchauffement final holocène de 10 300 ans BP. L'ensemble de ces ultimes et amples oscillations précédant l'établissement des conditions climatiques qui prévalent encore aujourd'hui correspond au Tardiglaciaire (ou « Lateglacial » des auteurs britanniques).

Le premier témoignage du retour de plantes et d'insectes semble devoir être daté d'environ 14 500 ans BP (COOPE & BROPHY, 1972), avec l'abondante faune de Coléoptères arctico-alpins découverte à Glanllynau (Pays-de-Galles), incluant :

Bembidion fellmanni (Mann.)
Bembidion hasti Sahlb.
Bembidion lapponicum Zett.
Helophorus obscurellus Popp.
Helophorus splendidus Sahlb.
Boreaphilus henningianus Sahlb.
Simplocaria metallica (Sturm)
Hypera obovata Csiki

La répartition actuelle très nordique de ces espèces indique qu'un climat d'une extrême sévérité devait régner en ce début de Tardiglaciaire.

Vers 13 000 ans BP, un réchauffement soudain estimé à 1°C par décennie (COOPE & BROPHY, 1972) se produit, éliminant complètement les espèces arctico-alpines qui sont remplacées par des espèces actuellement cantonnées aux régions tempérées d'Europe occidentale. Certaines de ces espèces n'atteignent pas la Grande-Bretagne au nord, d'autres occupent seulement la moitié méridionale de l'Angleterre. On peut citer par exemple :

Asaphidion cyanicorne (Pand.)
Bembidion callosum Küst.
Bembidion octomaculatum (Goeze)
Microlestes minutulus (Goeze)
Berosus signaticollis (Charp.)
Bruchidius debilis (Gyll.)
Larinus planus (F.)

Ces assemblages suggèrent une température moyenne de juillet d'environ 18°C et une température moyenne de janvier d'environ 0°C (ATKINSON *et al.*, 1987).

Peu avant 12 000 ans BP, l'élément méridional disparaît soudainement et est progressivement remplacé par des espèces plus nordiques. Enfin, vers 11 000 ans BP, la détérioration climatique s'intensifie encore, comme en témoigne la réapparition des arctico-alpins tels que *Olophrum boreale* (Payk.), *Acidota quadrata* (Zett.), *Boreaphilus henningianus* Sahlb., ainsi que de quelques espèces asiatiques comme *Helophorus jacutus* Popp., *Tachinus jacutus* Popp. et *Pterostichus magus* Mann., qui suggèrent un certain degré de continentalité du climat. A cette époque, les températures moyennes de juillet sont estimées à 10°C et les températures moyennes de janvier à - 15°C (ATKINSON *et al.*, 1987). Enfin, peu avant 10 000 ans BP, un nouveau réchauffement soudain et de grande amplitude (estimé à près de 17°C en un ou deux siècles pour les températures moyennes annuelles) entraîne un ultime bouleversement dans la composition des faunes de Coléoptères, avec l'élimination des espèces nordiques et la

mise en place progressive des espèces et des communautés actuelles, à partir de 9 500 ans BP environ.

La nomenclature stratigraphique de ces phases reste encore sujette à controverse, tout particulièrement lorsqu'il s'agit de les assimiler à des événements enregistrés sur le continent européen, nécessairement non synchrones compte-tenu de la différence de latitude et de l'éloignement du front polaire. Le pré-interstade tardiglaciaire (14 500-13 000 ans BP) semble correspondre au Dryas ancien des auteurs continentaux, tandis que l'interstade tardiglaciaire (ou Windermere) pourrait correspondre au Bölling-Alleröd qui, en Europe moyenne, semble bien interrompu par un bref épisode froid caractérisé par l'occurrence de deux Coléoptères arctico-alpins : *Helophorus glacialis* Villa et *Agabus arcticus* (Payk.) (PONEL & COOPE, 1990). La réalité de cet épisode (Dryas moyen ?) n'a pas encore été clairement démontrée dans les Iles Britanniques, où le passage du maximum thermique de la première phase de l'interstade à la deuxième phase un peu plus froide semble être plus progressif (un unique exemplaire d'*Helophorus glacialis* a été découvert à Windermere par COOPE (1977b) dans une situation stratigraphique apparemment équivalente à cet épisode du Dryas moyen). Enfin, le retour aux conditions arctiques qui succèdent immédiatement à l'interstade tardiglaciaire correspond au stade Loch Lomond des auteurs britanniques, et au Dryas récent des auteurs continentaux.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La distribution actuelle des espèces n'est donc rien d'autre qu'une étape dans une dynamique continue liée à la recherche constante d'un environnement favorable et stable, en dépit de changements climatiques de grande ampleur (BUCKLAND & COOPE, 1991). Cette quête permanente de conditions de vie adéquates, associée à une grande stabilité morphologique et écologique sur l'ensemble du Quaternaire ainsi qu'à une rapidité de réponse exceptionnelle aux changements climatiques, a amené les paléoentomologistes, à la suite de COOPE, à tenter d'obtenir grâce aux Coléoptères fossiles des reconstitutions climatiques objectives. Cette démarche a été facilitée par la mise au point d'un programme informatique intitulé « Mutual Climatic Range », qui permet d'estimer avec une excellente précision les conditions climatiques correspondant à un assemblage fossile donné, à partir des informations météorologiques actuelles correspondant à l'aire de répartition actuelle des espèces composant cet assemblage fossile (ATKINSON *et al.*, 1986a, 1986b, 1987). Simple, efficace et sans réel équivalent, cette méthode élégante a rendu possible l'élaboration, sur les 22 derniers millénaires, d'une reconstruction climatique limitée pour le moment aux Iles Britanniques (ATKINSON *et al.*, 1987). La France occupant une position géographique clé au regard de la compréhension des phénomènes climatiques quaternaires,

FIG. 2.– Répartition européenne actuelle de *Platypus oxyurus* Dufour, d'après COOPE (1990).
Modern european distribution of Platypus oxyurus *Dufour, from COOPE (1990)*

il est extrêmement souhaitable d'envisager l'extension de ces recherches sur notre territoire. L'intérêt des premiers travaux paléoentomologiques français menés sur un site du Massif Central (PONEL, 1989 ; PONEL & COOPE, 1990) a motivé la mise en route d'un programme plus ambitieux, supporté par un financement du C.E.A., ayant pour objectif l'étude paléoclimatique et paléoécologique du fameux site de la Grande Pile dans les Vosges. Cette séquence sédimentaire de référence, unique en Europe, fait l'objet de la première étude paléoentomologique portant sur une aussi longue période : Glaciaire (« Riss »)/ Interglaciaire (Eémien)/Glaciaire (« Würm »)/Interglaciaire (Holocène). Les recherches préliminaires (non encore publiées) montrent que ces cycles climatiques sont traduits de manière bien plus spectaculaire par les Coléoptères que par les données de l'Analyse pollinique, avec la découverte d'espèces aussi significatives sur le plan climatique et écologique que *Diacheila polita* (Fald.), *Oxytelus gibbulus* (Epp.), *Aphodius holdereri* Reitt. ou *Platypus oxyurus* (Duf.) (FIG. 2), parmi bien d'autres. Ces premiers résultats laissent entrevoir l'ampleur du champ d'investigation qui s'ouvre à la Paléoentomologie du Quaternaire, en France comme dans le reste de l'Europe méridionale.

REMERCIEMENTS

Il m'est agréable de remercier tout particulièrement G.R. COOPE, qui par son aide constante et l'abondance de la documentation qu'il m'a confiée a rendu possible la réalisation de ce travail, ainsi que toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien et leurs conseils : V. ANDRIEU, R.B. ANGUS, J.-L. DE BEAULIEU, P.J. OSBORNE, A. PONS et M. REILLE.

BIBLIOGRAPHIE

ANGUS, R.B., 1973.– Pleistocene *Helophorus* (Coleoptera, Hydrophilidae) from Borislav and Starunia in the Western Ukraine, with a reinterpretation of M. Lomnicki's species, description of a new Siberian species, and a comparison with British Weichselian faunas. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B265 : 299-326.

ATKINSON, T.C., BRIFFA, K.R & COOPE, G.R., 1986a – Reconstruction of Late Glacial climates from Coleoptera using the Mutual Climatic Range Method. *In* W.H. BERGER & L.D. LABEYRIE, *The Book of Abstracts and Reports from Conference on Abrupt Climatic Change (NATO/NSF)*, Scripps Institute of Oceanography Reference Series, University of California : 56-59.

ATKINSON, T.C , BRIFFA, K.R., COOPE, G.R , JOACHIM, J.M. & PERRY, D.W., 1986b.– Climatic calibration of Coleopteran data. *In* B.E. BERGLUND (éd.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, J. Wiley & Son, Chichester : 851-858

ATKINSON, T.C., BRIFFA, K.R. & COOPE, G.R., 1987.– Seasonal temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature* (London), 325 . 587-592

BOLTON, J., 1862.– On a deposit with insects, leaves, etc., near Ulverston *Proceedings of the Geological Society of London*, 18 : 274-277.

BUCKLAND, P.C. & COOPE, G.R., 1991.– *A Bibliography and Literature Review of Quaternary Entomology*. J.R. Collis Publications, Department of Archeology & Prehistory, University of Sheffield : 85 p

COOPE, G.R., 1959.– A Late Pleistocene insect fauna from Chelford, Cheshire. *Proceedings of the Royal Society of London*, B151 : 70-86.

COOPE, G.R., 1965.– Fossil insect faunas from Late Quaternary deposits in Britain *Advancement of Science, March* : 564-575.

COOPE, G.R., 1968a.– Coleoptera from the « Arctic Bed » at Barnwell Station, Cambridge. *Geological Magazine*, 105 : 482-486.

COOPE, G.R., 1968b.– An insect fauna from Mid- Weichselian deposits at Brandon, Warwickshire. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B254* : 425-456.

COOPE, G.R., 1970.– Interpretations of Quaternary insect fossils. *Annual Review of Entomology*, 15 : 97-120.

COOPE, G.R., 1973.– Tibetan Species of Dung Beetle from Late Pleistocene Deposits in England. *Nature* (London), 245 : 335-336.

COOPE, G.R., 1975.– Mid-Weichselian Climatic Changes in Western Europe, Re-interpreted from Coleopteran Assemblages. *In* R P. SUGGATE & M.M. CRESSWELL (eds.), *Quaternary Studies*, The Royal Society of New Zealand, Wellington : 101-108

COOPE, G R., 1977a.– Quaternary Coleoptera as aids in the interpretation of environmental history. *In* F.W. SHOTTON (ed.), *British Quaternary Studies*, Oxford University Press : 55-68.

COOPE, G.R., 1977b.- Fossil coleopteran assemblages as sensitive indicators of climatic changes during the Devensian (Last) cold stage. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B280 : 313- 337.

COOPE, G.R., 1979.– Late Cenozoic Fossil Coleoptera : Evolution, Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10 : 247-267.

COOPE, G.R., 1982.– Coleoptera from two Late Devensian sites in the Lower Colne Valley, West London, England. *Quaternary Newsletter*, 38 : 1-6.

COOPE, G.R., 1990.– The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. *In* F. DI CASTRI, A.J. HANSEN & M. DEBUSSCHE (éds.), *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, Kluwer, Dordrecht . 203-215

COOPE, G.R. & ANGUS, R.B , 1975.– An ecological study of a temperate interlude in the middle of the last glaciation, based on fossil Coleoptera from Isleworth, Middlesex. *Journal of Animal Ecology*, 44 : 365-391.

COOPE, G.R. & BROPHY, J.A., 1972.– Late Glacial environmental changes indicated by a coleopteran succession from North Wales. *Boreas*, 1 : 97-142.

COOPE, G.R., SHOTTON, F.W. & STRACHAN, I., 1961.– A Late Pleistocene fauna and flora from Upton Warren, Worcestershire *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B244 : 379-421

COOPE, G.R. & TALLON, P., 1983.– A Full Glacial insect fauna from the Lea Valley, Enfield, North London. *Quaternary Newsletter*, 40 : 7-10.

FLACH, K., 1884.– Die Kafer der unterpleistocanen Ablagerungen bei Hösback, unweit Aschaffenburg. Verhandlungen der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg (N.F.), 18 : 285-297.

FLICHE, P., 1875.– Sur les lignites quaternaires de Jarville, près de Nancy. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 80 . 1233-1236.

FLICHE, P., 1876.– Faune et flore des tourbières de la Champagne *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 82 : 979-982.

HAMMOND, P.M., MORGAN, A. & MORGAN, A.V., 1979 – On the *gibbulus* Group of *Anotylus*, and the fossil occurence of *Anotylus gibbulus* (Staphylinidae) *Systematic Entomology*, 4 : 215-221.

HOPKINS, D.M., MATTHEWS, J.V., WOLFE, J.A. & SILBERMAN, M.L., 1971.– A Phocene flora and insect fauna from the Bering Strait region *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 9 : 211-231

LESNE, P., 1918a – Insectes subfossiles des tourbières sous-marines de Belle-Ile. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, 24 : 397-402.

LESNE, P., 1918b.– La faune entomologique subfossile des tourbières sous-marines de Belle-Ile *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 167 : 538-540.

LESNE, P., 1920a.– Quelques Insectes du Pliocène supérieur du Comté de Durham. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, 26 : 388-394.

LESNE, P., 1920b.– A propos des insectes du gisement pliocène de Castle Eden (Comté de Durham). *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, 26 : 484- 488.

LESNE, P., 1927.– Les Gyrinus subfossiles de Belle- Ile-en-Mer *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 184 : 544-546.

LINDROTH, C.H , 1948.– Interglacial insect remains from Sweden. *Arsbok Sveriges geologiska undersökning*, C42 : 1-29.

LOMNICKI, A.M., 1894.– Fauna pleistocenica insectorum borysla-viensum. *Wydawnictwa Muzeum imienia Dzieduszyckich*, 4 : 1-116.

LOWE, J.J. & WALKER, M.J.C., 1984.– Fossil insect analysis. *In* J.J. LOWE & M.J.C. WALKER, *Reconstructing Quaternary Environments*, Longman, London : 181-187

MATTHEWS, J.V. Jr., 1970.– Two new species of *Micropeplus* from the Western Alaska with remarks on the evolution of Micropeplinae (Coleoptera : Staphylinidae). *Canadian Journal of Zoology*, 48 : 779-788.

MATTHEWS, J.V. Jr., 1974.– Quaternary Environments at Cape Deceit (Seward Peninsula, Alaska) : Evolution of a Tundra Ecosystem, *Bulletin of the Geological Society of America*, 85 : 1353-1384.

MATTHEWS, J.V.Jr., 1977.– Coleoptera fossils : their potential value for dating and correlation of late Cenozoic sediments. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 14 : 2339 2347.

MEUNIER, F., 1900. - Sur les élytres de Coléoptères de la tourbe préglaciaire de Lauenberg (Elbe). *Bulletin de la Société entomologique de France* : 166-167.

MORGAN, A., 1973.– Late Pleistocene environmental changes indicated by fossil insect faunas of the English Midlands. *Boreas*, 2 : 173-212

PENNY, L.F., COOPE, G.R. & CATT, J.A., 1969 – Age and Insect Fauna of the Dimlington Silts, East Yorkshire. *Nature* (London), 224 : 65-67

PONEL, P., 1989.– Première contribution paléoentomologique à la connaissance de l'évolution climatique lors de la sortie du dernier glaciaire en France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 307, série III : 149-155

PONEL, P. & COOPE, G.R., 1990.– Lateglacial and Early Flandrian Coleoptera from La Taphanel, Massif Central, France : Climatic and Ecological Implications. *Journal of Quaternary Science*, 5 (3) : 1-15.

PONEL, P., BEAULIEU, J.-L. DE & TOBOLSKI, K., 1992.– Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps : a study of pollen, plant macrofossils and fossils insects. *The Holocene*, 2 (2) : 117- 130.

SCUDDER, S.H., 1877 – Description of two species of Carabidae found in the Interglacial deposits of Scarboro Hts., in Toronto, Canada *United States Geological Survey of the Territories (Hayden)*, B3 : 763-764.

SCUDDER, S.H., 1898.– The Pleistocene beetles of Fort River, Massachusetts. *Monographs of the United States Geological Survey*, 24 : 740-746.

SCUDDER, S.H., 1900.– Canadian Fossil Insects, 4. Additions to the Coleopterous fauna of the interglacial clays of the Toronto district. *Geological Survey of Canada, Contributions to Canadian Palaeontology*, 2 : 67-92.

SHOTTON, F.W. & OSBORNE, P.J., 1965.– The fauna of the Hoxnian Interglacial deposits of Nechells, Birmingham *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B248 : 353-378

ZAGWIJN, W.H., 1989.– Vegetation and climate during warmer intervals in the late Pleistocene of western and central Europe. *Quaternary International*, 3-4 : 57-67.

Bull. Ecol., t. 24 (1) 1993 : 17-30

ÉTUDE DE LA CONTAMINATION DES FLAMANTS DE CAMARGUE PAR QUELQUES ÉLÉMENTS TRACES : Cd, Cu, Hg, Pb, Se et Zn*

Richard P. COSSON & Claire METAYER

U.R.A 1356 - CNRS - Service d'Ecotoxicologie Faculté de Pharmacie. 1, rue Gaston Veil. 44 035 Nantes CEDEX

SUMMARY
(synthesis)

HEAVY METALS (CD, CU, HG, PB, SE, ZN) CONTAMINATION OF FLAMINGOS FROM CAMARGUE (FRANCE)
*Trace elements (Cd, Cu, Hg, Pb, Se, Zn) were measured in seven organs (liver, kidney breastmuscle lungs, breastbone, stomach, feathers) of twenty-two specimens of Greater Flamingos (*Phoenicopterus ruber *(Pallas)) from the Camargue, in the Rhône river delta. The birds had died, trapped in the frozen salt ponds during the severe winter 1984-85. Quantitation of Metallothionein-Like Protein (MTLP) was performed using Differential Pulse Polarographic analysis (DPP) on heat treated hepatic and renal cytosols. Organs which have exchange surfaces with the external medium are penetration routes for toxics. Some individuals exhibit markedly higher levels of Hg and Se in lungs, and of Cd, Hg and Pb in stomach, than mean level for Flamingos from this study or than levels cited by authors for other birds. Elemental relationships (correlations, between organs (inter-organic) or within the same organ (intra-organic) led us to propose the hypothesis of an atmospheric contamination for Cd, Cu, Pb and Hg, plus a trophic contamination for Cd and Cu. Multiple regression analysis established that the amount of MTLP in heat denaturated cytosols was related linearly, first to the amount of Zn and secondarily to the amount of Cu and to the joint amounts of Zn and Cu. Emerging from this study is the fact that Flamingos of the Biosphere Reserve of Camargue, are exposed to direct (aerial) or dietary uptake of heavy metals although they live in a protected area.*

KEY WORDS : Heavy metals - metallothioneins - Greater Flamingo - Camargue - contamination - biosphera reserve..

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

Pour vingt-deux flamants trouvés morts en Camargue pendant l'hiver rigoureux de 1984-85, les concentrations en éléments traces ont été déterminées dans le foie, les reins, les muscles pectoraux, les poumons, l'os et les plumes. De plus, la présence de métallothionéine (MT) a été quantifiée dans le foie et les reins. Chez certains individus le mercure et le sélénium dans le poumon, le cadmium, le mercure et le plomb dans l'estomac, sont présents à des concentrations élevées par rapport, d'une part, à la concentration moyenne chez les flamants de cette étude, d'autre part, aux valeurs citées par d'autres auteurs. L'étude des corrélations inter- et intra-organiques entre les éléments permet d'avancer l'hypothèse d'une contamination aérienne par le cadmium, le cuivre, le plomb et le mercure. Il y aurait, de plus, prépondérance de l'intoxication alimentaire pour le cadmium et le cuivre. L'étude des concentrations en éléments traces des plumes permet de confirmer l'hypothèse de la contamination aérienne par le cadmium, le cuivre et le plomb. L'étude biochimique met en évidence que les facteurs influençant principalement la production de MT par le foie et le rein sont, en premier, la teneur en zinc et, secondairement en cuivre. Cette étude prouve qu'à l'évidence la mise en réserve de zones naturelles n'est pas un élément suffisant pour protéger intégralement les espèces.

MOTS CLÉS : Eléments traces - Métallothionéines - Flamants - Camargue - Contamination - Réserve de biosphère.

INTRODUCTION

Située dans le delta du Rhône, la Camargue est une zone d'une richesse biologique remarquable en particulier pour la faune avienne et elle a été classée comme Réserve de Biosphère dans le programme MAB de l'UNESCO. A ce titre nous pouvions espérer qu'elle représentait une zone privilégiée dans laquelle les organismes vivants n'avaient pas à affronter un environnement contaminé par les pollutions métalliques anthropogéniques. Malheureusement, les travaux qui ont été réalisés dans le cadre de notre thèse (COSSON, 1987) ont mis en évidence non seulement une contamination du biotope, mais aussi de la biocénose. Le flamant rose (*Phoenicopterus ruber* (Pallas)) niche régulièrement en Camargue depuis 1969 et de nom-

*Manuscrit reçu le 11 décembre 1991 , version révisée acceptée pour publication le 19 janvier 1993.

breux individus n'effectuent même plus de migration hivernale. Nous avons utilisé ce représentant de la faune avienne comme modèle pour évaluer les risques potentiels de contamination induits par les activités humaines adjacentes à cette zone protégée (COSSON, *et al.*, 1988 a et b).

D'une part, le présent article reprend des observations déjà publiées dans d'autres périodiques, notamment en ce qui concerne l'utilisation des plumes comme indicateur d'imprégnation des oiseaux par les métaux (COSSON, *et al.*, 1988 b et AMIARD-TRIQUET *et al.*, 1991), et l'aspect biochimique de ce problème (COSSON, 1989). D'autre part, comme nos publications antérieures traitaient de résultats obtenus sur deux lots de même origine, mais volontairement (par convenance méthodologique), traités séparément avec le même protocole, nous avons rassemblé les données acquises afin de pouvoir affiner nos hypothèses conclusives. La globalisation des données et leur retraitement, ainsi que la prise en compte de l'ensemble des études menées par notre équipe de recherche permettent de présenter ici une synthèse de nos connaissances sur la contamination des flamants de Camargue par les éléments traces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les protocoles utilisés ayant déjà été publiés par ailleurs, nous ne reprenons ici que leur résumé.

Echantillonnage.– Au mois de janvier 1985, la vague de froid qui s'est abattue sur l'Europe a surpris par son intensité et sa durée. En Camargue, de nombreux oiseaux se sont retrouvés privés de nourriture par le gel de l'ensemble des étangs et marais, y compris de l'étang de Vaccarès dans sa totalité, et soumis à des températures extrêmement basses : -6,8 °C pour la moyenne des minima pendant 15 jours (ANONYME, 1987). Plusieurs milliers de flamants ont été retrouvés morts, gelés. Le flamant étant une espèce protégée la possibilité d'effectuer des analyses dans les différents organes de cet oiseau se limite aux exemplaires retrouvés morts. Dans la majorité des cas, les carcasses sont déjà dans un état de dégradation tel qu'aucun travail sérieux ne peut être envisagé. Nous avons donc profité de l'opportunité unique qui s'offrait à nous de disposer, en quantité, d'exemplaires congelés, donc de qualité. Parmi les vingt-deux individus sélectionnés, douze étaient bagués ce qui nous a permis de connaître leur âge. De plus leur poids et leur sexe ont été notés. Les flamants adultes se déplaçant quotidiennement le long de la côte méditerranéenne (des individus bagués ont été aperçus jusqu'à 150 km de la Réserve : JOHNSON, A., 1986, comm. pers.), nous avons aussi utilisé des jeunes n'ayant jamais quitté la Camargue pour quantifier les risques de contamination relevant de cette seule région. En juillet 1988, cinquante jeunes (les plus grands : environ deux mois) ont été sélectionnés parmi ceux de la crèche lors du baguage annuel. Des échantillons de sang (*c.* 4 ml) et des plumes (3 des plus grandes tectrices de l'aile gauche) ont été prélevées pour analyse des métaux.

Analyses.– Une partie aliquote du foie, des poumons, des reins, des muscles pectoraux, de l'os du bréchet et de l'estomac a été prélevée sur les carcasses partiellement décongelées pour quantifier les éléments suivants : Cd, Cu, Hg, Pb, Se et Zn. La minéralisation a été effectuée sur les organes réduits en poudre après séchage à l'étuve (80°C) à poids constant (500 mg pour le dosage du mercure, trois aliquotes de 100 mg pour les autres éléments). La suite des opérations a été réalisée selon les techniques préconisées par THIBAUD (1983) pour le mercure et par AMIARD *et al.* (1987) pour les autres éléments. Les analyses ont été réalisées dans les solutions ainsi obtenues en spectrophotométrie d'absorption atomique de la vapeur froide pour le mercure (Mercury Monitor, L.D.C.), par spectrophotométrie d'absorption atomique Zeeman de flamme pour le zinc ou sans flamme pour les autres éléments (Hitachi Z 180-80 et Z 7000). Les calibrations ont été effectuées par la méthode des ajouts dosés. Il a été établi que les concentrations déterminées par notre protocole sont en parfait agrément avec les valeurs certifiées de plusieurs échantillons standards de US NBS et NRC Canada (COSSON *et al.*, 1988 a ; AMIARD *et al*, 1987).

Les résultats traitants des concentrations métalliques dans les plumes des adultes ont été obtenus à partir des trois premières rémiges primaires (noires) des douze individus bagués. Pour ces plumes, nous avons séparé partie couvrante (exposée au milieu extérieur), partie recouverte (protégée par la partie couvrante de la plume voisine) et le rachis. Pour trois individus, nous avons prélevé de plus trois rémiges secondaires (noires), trois tectrices roses, trois tectrices rouges et le duvet. Pour chaque catégorie de plume, ces prélèvements ont été faits sur la même partie du corps. Les plumes ayant été échantillonnées sur des animaux morts dans la nature, il a été nécessaire de les nettoyer afin d'éliminer les particules susceptibles d'avoir induit une contamination post-mortem. Elles ont été lavées à l'acétone distillée, rincées trois fois à l'eau désionisée puis à nouveau à l'acétone selon la méthode préconisée par PINEAU (1987). La minéralisation a été effectuée individuellement sur chaque plume ainsi que le dosage selon les méthodes évoquées plus haut.

Pour la mise en évidence et la quantification des protéines type métallothionéines, des aliquotes de dix foies et reins de flamants ont été utilisés. Après une décongélation partielle, ces aliquotes ont été homogénéisés dans une solution de NaCl à 0,9% contenant 0,1 mM de PMSF. Les homogénats ont été centrifugés pendant 1 heure à 4°C (25 000 g). Les surnageants ont été dénaturés à la chaleur (70°C, 15 mn) puis recentrifugés. Les protéines totales ont été quantifiées par la technique de BRADFORD (1976) dans

les surnageants dénaturés à la chaleur à l'aide d'un photomètre Spectronic 1001. Des aliquotes (5 mg) de cytosol hépatiques ont été appliqués sur une colonne de Sephadex G25 (Pharmacia) après saturation par du ^{109} Cd pour mettre en évidence et quantifier l'existence de protéines fixant ce métal. Les concentrations en protéines type métallothionéines ont été mesurées par polarographie à impulsions différentielles (THOMPSON & COSSON, 1984) dans des aliquotes de surnageants dénaturés

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ORGANOTROPISME ET FLUCTUATIONS INDIVIDUELLES

Plusieurs remarques peuvent être faites concernant les niveaux des concentrations des éléments traces dans les différents organes (TAB. I).

Un premier groupe d'organes (foie et rein) se distingue des autres car tous les éléments recherchés y sont mis en évidence à des concentrations toujours supérieures aux limites de détection. Ceci permet de penser que ces deux organes sont, soit le siège même des processus de métabolisation ou d'excrétion de ces éléments, soit une voie de passage obligatoire dans le déroulement de ces processus.

Le deuxième groupe (muscle, poumon, os et estomac), pour lesquels les limites de détection n'ont pas permis la mise en évidence de certains éléments, est composé d'organes qui sont, soit des voies d'entrée, soit des sites de stockage préférentiels de certains éléments.

D'autre part, il est aussi possible de distinguer deux groupes d'éléments. Un premier groupe formé par le cuivre, le zinc et le sélénium, dont la présence est détectable dans tous les organes, et un deuxième groupe (Cd, Hg et Pb) dont la concentration est inférieure aux limites de détection dans certains organes. Le premier groupe correspond à des éléments essentiels dont la présence est indispensable au métabolisme cellulaire. Le deuxième groupe correspond à des éléments toxiques pour lesquels aucun rôle biologique n'a pu être encore établi. Pour les premiers, il faut porter attention aux écarts entre les niveaux moyens et les niveaux extrêmes. Pour les seconds, leur seule présence peut déjà être considérée comme impliquant un risque potentiel pour l'organisme.

TABLEAU I.– Concentrations en éléments traces dans les différents organes des flamants, exprimées en mg de métal par kg de poids sec. (n) : nombre de résultats analytiques (sur 22) dont la valeur dépassait la limite de détection du métal considéré. **m** : moyenne arithmétique. σ : écart-type. **sm** : erreur-type de la moyenne. **C.V.** : coefficient de variation exprimé en %. **mini** : concentration minimale observée **maxi** : concentration maximale observée **n.d** : non détecté.

MÉTAL mg/kg	(n)	FOIE	REIN	MUSCLE	POUMON	OS	ESTOMAC
						(18)	
	m	1,18	8,66	0,06	0,15	0,03	0,63
	s	1,03	6,47	0,08	0,13	0,03	0,92
Cd	sm	0,22	1,38	0,02	0,03	0,01	0,20
	CV %	87,0	74,7	129	90,6	80,9	146
	mini	0,15	0,34	0,004	0,01	n.d.	0,06
	maxi	4,09	23,9	0,32	0,62	0,12	4,60
	m	111	30,0	58,7	4,3	0,7	17,9
	s	57,5	15,0	17,5	2,0	0,3	4,9
Cu	sm	12,3	3,2	3,7	0,4	0,1	1,0
	CV %	51,8	50,0	29,8	46,5	38,2	27,4
	mini	40,9	11,7	33,2	2,4	0,6	12,5
	maxi	259	75,7	98,5	11,1	12,7	29,6
				(21)	(19)	(3)	(21)
	m	2,87	1,87	1,03	0,64	0,02	0,54
	s	2,22	1,95	1,76	0,49	0,01	0,36
Hg	sm	0,49	0,42	0,39	0,11	0,01	0,08
	CV %	79,5	104	171	75,9	40,0	66,8
	mini	2,17	0,11	n.d.	n.d.	n.d.	n.d
	maxi	10,0	6,02	7,82	1,68	0,03	1,19
				(6)	(16)		(19)
	m	2,3	3,2	0,5	1,7	8,3	2,0
	s	3,2	5,1	0,9	3,0	3,6	9,5
Pb	sm	0,7	1,1	0,4	0,8	1,8	2,2
	CV %	141	158	172	181	43,4	272
	mini	0,2	0,2	n.d	n.d.	2,9	n.d.
	maxi	15,5	24,4	2,3	12,2	17,6	24,0
	m	23,0	15,2	3,9	8,5	0,9	5,8
	s	14,3	7,6	1,6	5,7	0,4	3,3
Se	sm	3,0	1,6	0,3	1,2	0,1	0,7
	CV %	62,2	50,0	41,0	67,1	46,0	56,9
	mini	4,7	5,2	1,5	1,7	0,3	0,7
	maxi	53,9	30,9	5,6	25,0	1,7	11,8
	m	673	138	78,0	56,2	150	177
	s	170,7	35,1	29,8	18,3	33,2	50,7
Zn	sm	36,4	7,5	6,4	3,9	7,1	10,8
	CV %	25,4	25,5	38,2	32,6	22,2	28,6
	mini	345	89,9	38,2	32,8	103	120
	maxi	963	214	119,1	98,8	204	263

Eléments essentiels

• ***Le cuivre.***– Pour un organe donné, les concentrations de cuivre observées chez les 22 flamants sont homogènes, ce qui se traduit par de faibles valeurs des coefficients de variation (C.V.), surtout pour le muscle et l'estomac. Le foie, le rein et le muscle présentent les plus fortes teneurs, alors que le poumon, l'os et l'estomac ont des concentrations plus faibles, voire très faibles (la teneur dans le foie est 200 fois plus forte que celle trouvée dans l'os).

Dans notre étude, la concentration minimale dans le foie (40 mg.kg^{-1}) est nettement supérieure aux minima donnés par d'autres auteurs pour les foies d'autres espèces aviennes peu ou pas contaminées. La teneur maximale rencontrée (259 mg.kg^{-1}), bien qu'inférieure à certaines valeurs extrêmes observées chez les hérons (300 et 381 mg.kg^{-1}), chez l'eider à duvet (367 mg.kg^{-1}) ou chez le cygne tuberculé (> 3333 mg.kg^{-1}), est déjà 2,3 fois plus forte que la teneur moyenne (111 mg.kg^{-1}) des foies analysés (CUSTER &

MULHERN, 1983 ; MOLNAR, 1983 et BLUS *et al.*, 1985).

Pour les autres organes, peu de données sont disponibles car ils ne présentent pas de fortes capacités d'accumulation du cuivre et sont donc de moins bons indicateurs de contamination cuprique. Nous pouvons toutefois souligner les plus fortes valeurs observées dans le muscle de flamant (33 à 98 mg.kg $^{-1}$) par rapport à celles citées par HONDA *et al.* (1986) pour *Egretta alba modesta* (8,21 ± 1,48 mg.kg^{-1}).

• ***Le zinc***.– Les concentrations en zinc les plus élevées sont rencontrées dans le foie, alors que le poumon présente les plus faibles. Comme dans le cas du cuivre, les valeurs des coefficients de variation sont basses, traduisant une très bonne homogénéité des concentrations pour un organe donné.

Comparées aux données de la littérature, les valeurs que nous avons trouvées dans le foie des flamants sont élevées. La concentration moyenne (673 mg.kg^{-1}) est du même ordre de grandeur que les maxima cités par CUSTER & MULHERN (1983) pour *Puffinus puffinus* (602 mg.kg^{-1}) ou par OSBORN (1978) pour *Fulmarus glacialis* (688 mg kg^{-1}). Par contre, notre valeur maximale (963 mg.kg $^{-1}$) est semblable aux maxima rencontrés chez *Nycticorax nycticorax* (885 mg.kg $^{-1}$) ou chez *Egretta alba modesta* (1126 mg.kg^{-1}), respectivement par CUSTER & MULHERN (1983) et HONDA *et al.* (1986). Pour le rein, l'os et le muscle, les concentrations en zinc des flamants sont équivalentes aux données des autres auteurs (WEYERS *et al.*(1985), CUSTER & MULHERN (1983), HONDA *et al.* (1986), DI GIULO & SCANLON (1984).

• ***Le sélénium***.– La bioaccumulation du sélénium peut-être mise en évidence chez certains flamants dans le foie et le rein, ainsi que dans le poumon ou l'estomac. Les écarts entre les concentrations minimales et maximales sont importants. Toutefois, comme ces maxima sont exceptionnels, les valeurs des coefficients de variation restent relativement faibles.

Dans le foie, la concentration moyenne (23,0 ± 14,3 mg.kg $^{-1}$) est équivalente à celle donnée par GOEDE (1985) pour *Stercorarius skua* (19,7 ± 3,1 mg.kg^{-1}). Quant à la gamme des valeurs (4,7 à 53,9 mg.kg^{-1}), elle est semblable à celles rencontrées chez *Phalacrocorax olivaceus* (3,64 à 20,4 mg.kg^{-1}), *Larus atricilla* (8,65 à 63,7 mg.kg^{-1}) et *Rhynchops niger* (5,92 à 27,3 mg.kg^{-1}) par KING & CROMARTIE (1986).

Dans le rein, la gamme de concentration (5,2 à 30,9 mg.kg^{-1}) correspond aux données de WHITE & CROMARTIE (1985) pour *Himantopus mexicanus* (5,46 à 28,2 mg.kg^{-1}).

Elements toxiques

• ***Le cadmium***.– Le rein, le foie et l'estomac, sont les organes présentant les plus fortes concentrations. Il y a un rapport de 1 à 100 entre les minima et les maxima observés pour le foie et l'estomac. Pour tous les organes, les coefficients de variation sont élevés, soulignant la présence dans le lot d'oiseaux étudiés, d'individus peu ou pas contaminés et d'individus contaminés à des degrés plus ou moins élevés

Par rapport aux données de la littérature, la concentration moyenne dans le foie (1,18 mg.kg^{-1}) est élevée, car elle correspond aux maxima de certaines espèces (WHITE & CROMARTIE, 1985 et KING & CROMARTIE, 1986). La concentration maximale chez les flamants (4,09 mg.kg^{-1}) est équivalente à celle de *Recurvirostra americana* (5,33 mg.kg^{-1}) ou de *Himantopus mexicanus* (3,00 mg.kg^{-1}) (WHITE & CROMARTIE, 1985). Elle est nettement inférieure à celles observées chez *Turdus merula* (57 mg.kg $^{-1}$) ou *Larus atricilla* (72,8 mg.kg $^{-1}$) et *Rhynchops niger* (34,1 mg.kg $^{-1}$) par WEYERS *et al.* (1985) et KING & CROMARTIE (1986).

Dans le rein, nous retrouvons une moyenne élevée par rapport à la littérature et un maximum (23,9 mg.kg^{-1}) équivalent à celui de *Tringa totanus* (23,4 mg.kg^{-1}), *Haematopus ostralegus* (22,7 mg.kg^{-1}) (GOEDE & DE VOOGT, 1985 et GOEDE, 1985). Toutefois, ce maximum reste bien inférieur à ceux de *Turdus merula* (222 mg.kg^{-1}), *Limosa lapponica* (480 mg.kg^{-1}), ainsi qu'à celui observé chez différents oiseaux de mer (200 mg.kg^{-1}) (NICHOLSON *et al.*, 1983 ; GOEDE & DE VOOGT, 1985 ; WEYERS *et al.*, 1985).

• ***Le mercure***.– Seuls le foie, le rein et le muscle, présentent des concentrations maximales élevées. Cependant, certains individus ont aussi de fortes concentrations dans le poumon ou l'estomac. Les coefficients de variation sont forts, étant donné les écarts entre les minima et les maxima. Bien qu'élevées par rapport à celles des individus non contaminés, les concentrations maximales dans les foies de flamants (10,0 mg.kg^{-1}) sont nettement inférieures aux valeurs extrêmes citées pour *Cathartes aura* (322 mg.kg^{-1}), ainsi que pour *Ardea herodias* (479 et 583 mg.kg^{-1}) par FIMERELTE (1974), HOFFMAN & CURNOW (1979) et DUSTMAN *et al.* (1972).

Pour le rein, bien que certains individus présentent des concentrations soixante fois plus élevées que d'autres, le maximum (6,02 mg.kg^{-1}) est nettement inférieur à ceux cités par les auteurs (DUSTMAN *et al.* 1972 ; FRANCK *et al.* 1983 ; BRAUNE, 1987).

Par contre pour le muscle, la gamme des concentrations (non détection à 7,82 mg.kg^{-1}) correspond aux valeurs citées dans la littérature (SARKKA *et al.*, 1978 ; HOFFMAN & CURNOW, 1979 ; BLUS *et al.*, 1985).

Pour le poumon et l'os, les concentrations moyennes (respectivement : 0,64 et 0,02 mg.kg^{-1}) sont inférieures à celles citées par les auteurs (FRANCK *et al.*, 1983 ; CUSTER & MULHERN, 1983 ; DI GIULO & SCANLON, 1984 ; HONDA *et al.*, 1986).

• ***Le plomb***.– Exception faite de l'os, dans lequel la

concentration minimale est déjà élevée, les organes des flamants présentent un grand écart entre leurs concentrations minimales et maximales, d'où de forts coefficients de variation. La concentration moyenne la plus forte est observée dans l'os, alors que les maxima sont le fait du rein et de l'estomac. A part les teneurs extrêmes citées respectivement chez *Haliaetus leucocephalus* (203 mg.kg^{-1}) et chez les Anatidés (276 et 266 mg.kg^{-1}) par REICHEL *et al.* (1984) et LONGCORE *et al.* (1974), le maximum dans les foies de flamants est nettement plus élevé que la plupart de ceux cités (CUSTER & MULHERN, 1983 ; BLUS *et al.*, 1985 ; KING & CROMARTIE, 1986). Il est équivalent à celui trouvé chez *Turdus merula* (WEYERS *et al.*, 1985) et *Recurvirostra americana* (WHITE & CROMARTIE, 1985).

La concentration moyenne dans le rein des flamants (3,2 mg.kg^{-1}) est élevée, puisqu'elle correspond à des valeurs maximales (4,41 et 3,50 mg.kg^{-1}) citées par CHENEY *et al.* (1981) pour *Hydranassa tricolor* et *Bubulcus ibis* Le maximum chez les flamants (24,4 mg.kg^{-1}) est faible comparativement à ceux trouvés chez *Anas platyrhynchos* (100 à 1856 mg.kg^{-1}) ou chez *Turdus merula* (540 mg.kg^{-1}) cités par LONGCORE *et al.* (1974) et WEYERS *et al.* (1985).

Dans l'os, la concentration moyenne chez les flamants (8,3 mg.kg^{-1}) est de l'ordre de grandeur des maxima observés pour *Aythya marila* (9,0 mg.kg^{-1}), *Hydranassa tricolor* et *Bubulcus ibis* (10,2 mg.kg^{-1}) par SZEFER & FALANDYSZ (1986) et CHENEY *et al.* (1981). Mais la teneur maximale chez les flamants (17,6 mg.kg^{-1}) reste faible en comparaison de celle observée chez *Nycticorax nycticorax* (210,5 mg.kg^{-1}), chez *Anas platyrhynchos* (363 mg.kg^{-1}) ou chez différentes espèces aviennes aquatiques (360 mg.kg^{-1}) par SIGURSILD (1984), LONGCORE *et al.* (1974) et SZEFER & FALANDYSZ (1986). Quant au muscle, le maximum observé (2,3 mg.kg^{-1}) correspond aux données de la littérature, exception faite de celles rencontrées par LONGCORE *et al.* (1974) et HONDA *et al.* (1986).

Conclusions partielles

Les organes qui représentent des surfaces d'échange avec le milieu extérieur sont des voies de pénétration des toxiques dans l'organisme. Il s'agit par exemple du poumon, où le mercure et le sélénium sont présents à des concentrations élevées chez certains individus par rapport, d'une part, à la concentration moyenne chez les flamants dans cette étude et, d'autre part, aux valeurs citées par d'autres auteurs. Dans l'estomac, cadmium, mercure et plomb atteignent aussi de fortes concentrations.

Le muscle et l'os sont plutôt à considérer comme des sites préférentiels d'accumulation pour, respectivement, le mercure d'une part, le plomb et le sélénium d'autre part Quant à la forte concentration du cuivre mise en évidence dans le muscle chez les flamants, elle correspond sans doute aux besoins spécifiques de ce tissu dont l'activité métabolique est intense.

Par rapport aux données de la littérature, les concentrations moyennes en cuivre, zinc, cadmium, mercure et plomb dans le foie et dans le rein sont élevées. Quant aux concentrations maximales du cuivre, du zinc, du sélénium ou du cadmium dans le foie et du sélénium, du cadmium ou plomb dans le rein, elles sont souvent de l'ordre de grandeur des maxima cités par les auteurs pour d'autres espèces aviennes fortement contaminées.

RELATIONS INTER-ORGANIQUES

Les corrélations inter-organiques ont été calculées pour chaque élément (TAB. II). La figure 1 schématise le degré d'implication des organes dans le devenir des éléments, soit pour leur entrée (poumon et/ou estomac), leur transformation (foie), leur excrétion (rein) ou leur stockage (os et/ou muscle).

Selon l'élément considéré, le nombre d'organes corrélés entre eux varie, ainsi que le degré de leur corrélation ($P < 0,01$ ou $P < 0,05$). Plusieurs types de schéma apparaissent.

TABLEAU II.- Matrices de corrélation (coefficients de PEARSON) inter-organiques. N.S. : corrélation non significative ; * : corrélation significative avec une probabilité de 95 % ; ** : corrélation significative avec une probabilité de 99 %. n.c. : non calculée.

CADMIUM

	FOIE	REIN	MUSCLE	POUMON	OS	ESTOMAC
FOIE	—	**	**	NS	NS	**
REIN	*	—	*	NS	NS	**
MUSCLE	NS	*	—	**	**	*
POUMON	NS	NS	*	—	NS	NS
OS	NS	NS	*	*	—	NS
ESTOMAC	*	**	**	*	NS	—

CUIVRE

MERCURE

	FOIE	REIN	MUSCLE	POUMON	OS	ESTOMAC
FOIE	—	**	*	**	n.c.	**
REIN	**	—	*	**	n c	*
MUSCLE	n.c	n.c	—	**	n c.	**
POUMON	**	**	n.c.	—	n c.	**
OS	NS	NS	n.c.	NS	—	n.c.
ESTOMAC	**	**	n.c.	**	NS	—

PLOMB

SÉLÉNIUM

	FOIE	REIN	MUSCLE	POUMON	OS	ESTOMAC
FOIE	—	**	**	**	**	**
REIN	NS	—	**	**	**	**
MUSCLE	NS	**	—	**	**	**
POUMON	NS	**	**	—	**	**
OS	*	**	**	*	—	**
ESTOMAC	NS	NS	*	NS	*	—

ZINC

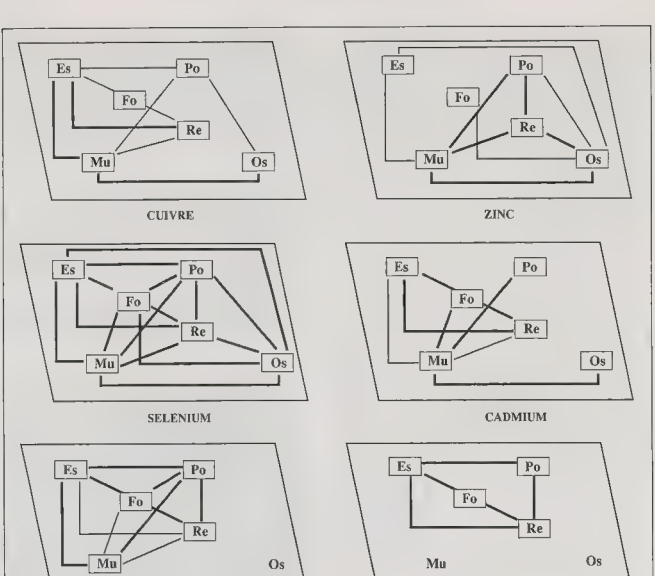


FIG. 1.– Relations inter-organiques. ES : estomac. PO : poumon. FO : foie. RE : rein. MU : muscle. OS : os.

Pour le **cuivre**, des deux organes d'entrée (estomac et poumon), c'est l'estomac qui présente à la fois le plus grand nombre de corrélations avec les autres organes, et les corrélations les plus significatives. L'estomac est notamment corrélé avec :

– le foie, organe présentant les plus fortes concentrations cupriques et la plus forte valeur du coefficient de variation (C.V.),

– le rein, deuxième organe pour la valeur de C.V.,

– le muscle, pour lequel les concentrations en cuivre sont aussi élevées. Cette corrélation établie, malgré les faibles fluctuations des concentrations en cuivre des deux tissus, est peut-être due à leur nature musculaire. Il existe une corrélation poumon-muscle, mais pas de corrélation poumon-foie ou poumon-rein. La faible concentration moyenne de cuivre dans le poumon (même si certains indi-

vidus présentent des teneurs fortes : C.V = 46,5 %), ainsi que le peu de corrélations inter-organiques pour cet organe, semblent indiquer que la voie d'intoxication aérienne chez les flamants est plus occasionnelle que la voie alimentaire.

De tous les éléments dosés, le **zinc** est celui pour lequel nous avons les plus faibles coefficients de variation, donc la meilleure régulation, *via* un stockage (muscle, os, rein) ou une excrétion (rein). Le foie présente peu de corrélations, ce qui peut s'interpréter comme le signe d'une bonne régulation du zinc à son niveau et l'absence de forts échanges ou un taux de renouvellement différent de celui des autres organes. Entre le muscle, l'os et le rein, les corrélations sont nombreuses, traduisant de forts échanges entre ces organes.

Antérieurement, nous avons signalé que le **sélénium** est toujours détectable dans les tissus analysés. L'étude des relations inter-organiques montre qu'en plus ses concentrations tissulaires fluctuent de façon homogène dans tout l'organisme. Il n'apparaît pas dans le schéma établi ici de position privilégiée pour tel ou tel organe, mettant en évidence la part prépondérante prise par celui-ci dans l'entrée, la transformation, le stockage ou l'excrétion du sélénium chez le flamant

Dans le cas du **cadmium**, nous avons vu que tous les organes présentent de fortes valeurs des C.V.. Pour les organes ayant de faibles teneurs moyennes en cadmium et qui ne jouent donc pas de rôle prépondérant dans son métabolisme, il existe quand même des corrélations significatives. C'est le cas du poumon et du muscle, ainsi que du muscle et de l'os. Le haut degré de corrélation est sans doute à relier aux individus très contaminés chez lesquels le sang, par le biais de protéines associées au cadmium, véhicule le toxique dans tout l'organisme. Le rein présente les plus fortes concentrations car il agit à la fois comme organe excréteur et comme organe d'accumulation. Il présente donc un taux de renouvellement différent de celui des autres organes. Ce fait peut entraîner l'absence de corrélation entre organe d'entrée et organe de stockage à un moment donné. Ici, le rein présente quand même une corrélation significative avec l'estomac. Une corrélation significative existe aussi avec le foie, autre organe fortement contaminé. Il semblerait que la voie alimentaire soit une voie importante d'intoxication par le cadmium chez les flamants.

Dans le schéma relatif au **mercure**, l'os n'a pas pu être pris en compte étant donné le petit nombre d'échantillons présentant des concentrations mercurielles détectables par notre technique analytique. Les autres organes sont tous corrélés. Les organes d'entrée (estomac et poumon) sont corrélés entre eux, avec le foie, le rein et aussi avec l'organe préférentiel du stockage du mercure méthylé : le muscle (BOUDOU, 1982). Il semblerait que, pour le mercure, les deux voies d'intoxication des flamants soient mises en jeu.

L'os est l'organe préférentiel de stockage du **plomb**. Les fortes concentrations rencontrées traduisent l'accumulation du métal au cours du temps. La faible valeur du C.V. se traduit par l'absence totale de corrélation entre cet organe et les autres. Par contre, les deux organes d'entrée (poumon et estomac) sont corrélés entre eux, ainsi qu'avec les organes de métabolisation et d'excrétion (foie, rein). Quant au muscle, les fluctuations de ses concentrations ne suivent pas celles des autres organes. L'intoxication des flamants par le plomb serait donc à la fois aérienne et nutritionnelle.

Conclusions partielles

La présente étude permet d'avancer l'hypothèse d'une origine aérienne partielle de la contamination des flamants par le cadmium, le cuivre, le plomb et le mercure. De plus, nous proposons l'hypothèse d'une prédominance de la voie alimentaire en ce qui concerne l'intoxication par le cadmium et le cuivre.

RELATIONS INTRA-ORGANIQUES

Des corrélations entre les concentrations des éléments pris deux à deux ont été établies pour chaque organe (TAB. III). Sont matérialisées (FIG. 2) les corrélations significatives avec des probabilités P telles que : $P < 0,01$ ou $0,01 < P < 0.05$.

Pour chaque organe il a été trouvé des couples d'éléments corrélés. Les variations concomitantes des concentrations de ces éléments traduisent *a priori* une identité des mécanismes procédant à leur entrée dans l'organisme et/ou à leur cheminement métabolique. En effet, ces variations correspondent en partie à des affinités semblables des éléments pour un type de ligand ou un site de fixation.

Dans le poumon, les trois métaux toxiques sont présents, corrélés au sélénium et au zinc, ces deux éléments essentiels présentant dans cet organe des valeurs des C.V. plus fortes que dans les autres.

Dans l'estomac, seul le cadmium est corrélé à ces deux éléments essentiels

Dans le foie, nous retrouvons les trois éléments toxiques appariés entre eux (Pb-Hg et Hg-Cd) ou avec le sélénium (Cd-Se).

Dans le rein, mercure et cadmium sont appariés (Cd-Hg), ainsi qu'avec le zinc (Hg-Zn et Cd-Zn) qui est lui-même corrélé au cuivre (Zn-Cu). Ces quatre éléments présentent une forte affinité pour une même protéine, abondante dans le rein, la métallothionéine

Nous retrouvons le mercure et le cadmium appariés respectivement au zinc et au cuivre dans le muscle (Hg-Zn et Cd-Cu).

Le seul élément toxique présentant une corrélation significative dans l'os est le cadmium, apparié au cuivre (Cd-Cu).

TABLEAU III.– Matrices de corrélation (coefficients de Pearson) intra-organiques. N.S. : corrélation non significative ; * : corrélation significative avec une probabilité de 95% ; ** : corrélation significative avec une probabilité de 99%. n.c. : non calculée.

REIN

	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	Zn
Cd	—	NS	**	NS	NS	**
Cu	NS	—	NS	NS	NS	**
Hg	NS	NS	—	NS	NS	**
Pb	NS	NS	NS	—	NS	NS
Se	**	NS	NS	NS	—	NS
Zn	*	NS	NS	NS	NS	

ESTOMAC

POUMON

	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	Zn
Cd	—	NS	NS	NS	*	NS
Cu	NS	—	NS	NS	NS	NS
Hg	*	NS	—	NS	NS	*
Pb	NS	NS	**	—	**	NS
Se	**	NS	NS	NS	—	NS
Zn	NS	NS	NS	NS	NS	—

FOIE

OS

	Cd	Cu	Hg	Pb	Se	Zn
Cd	—	*	n.c.	NS	NS	NS
Cu	*	—	n.c.	NS	NS	NS
Hg	NS	NS	—	n.c.	n.c.	n.c
Pb	n.c.	n.c.	n.c.	—	NS	NS
Se	NS	NS	NS	n.c.	—	*
Zn	NS	NS	*	n.c.	**	—

MUSCLE

Conclusions partielles

L'étude des corrélations intraorganiques souligne l'importance de l'intoxication des flamants par voie aérienne pour les trois métaux toxiques et le rôle de la voie alimentaire dans le cas du cadmium.

PLUMES

La présence d'éléments traces dans les phanères a une double origine. Soit elle représente la phase finale d'un processus métabolique endogène, aboutissant au stockage et/ou à l'élimination de l'élément *via* la structure kératinisée, soit elle est due au simple dépôt d'éléments exogènes fixés sur les structures soufrées après une période de contact plus ou moins prolongée avec les polluants atmosphériques.

Nous avons étudié les niveaux des concentrations en éléments traces des plumes des douze flamants dont nous connaissions à la fois l'âge, le poids et le sexe. Pour les trois rémiges primaires de chaque individu, nous avons analysé séparément la partie recouverte (R) et la partie couvrante (C) exposée à l'atmosphère. De plus, trois rémiges secondaires noires, trois tectrices rouges et trois roses, ainsi que du duvet, ont été analysés chez trois flamants (TAB. IV).

Les concentrations en éléments traces sont très variables selon le type de plume examiné. D'un élément à l'autre, les maxima sont rencontrés dans des types de plumes différents. Exception faite du mercure, les concentrations sont toujours plus élevées dans la partie couvrante (C), directement exposée aux polluants atmosphériques, que dans la partie recouverte (R). Pour la partie recouverte (R), les niveaux du mercure et du plomb sont semblables pour les deux sexes, alors que les concentrations des autres éléments sont souvent plus fortes chez les femelles et principalement chez les plus jeunes (âge < 1,5 ans) dans le cas du cuivre et du zinc. Afin d'estimer l'apport atmosphérique, nous avons soustrait les concentrations des parties recouvertes de celles des parties couvrantes (C-R). Seules les femelles les plus jeunes possédaient des plumes anciennes dont les concentrations étaient soit les plus basses, soit les plus fortes, comparativement aux plumes issues de mues récentes.

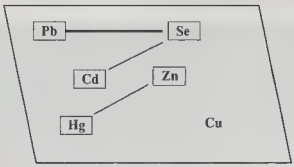
Une corrélation significative entre les concentrations dans le foie et dans les rémiges primaires a été établie pour le seul mercure. La différence (C-R) est significativement corrélée à la concentration en sélénium dans le poumon, avec celle en cuivre dans le rein et une tendance similaire (non significative) a été observée pour la concentration en plomb dans différents organes.

Conclusions partielles

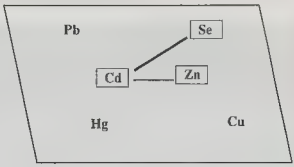
Etant donné que de nombreux facteurs influencent les concentrations en éléments dans les plumes, l'échantillonnage et le traitement de tels tissus doivent être standardisés. Le lavage idéal qui permettrait de préserver les éléments traces internes tout en éliminant les dépôts externes n'existe pas (PINEAU, 1987). Dès lors, il est indispensable de déterminer les concentrations en éléments traces séparément dans les parties recouvertes et couvrantes. Dans ces conditions, nous avons établi que les flamants sont exposés à une pollution atmosphérique par le cadmium, le cuivre, le plomb, le sélénium et le zinc. Cependant, les relations entre les niveaux relevés sur les parties couvrantes et ceux des organes internes ne permettent pas de préjuger de la prédominance de l'apport atmosphérique sur la voie d'intoxication alimentaire.

Etude des jeunes flamants (AMIARD-TRIQUET et al., 1991)

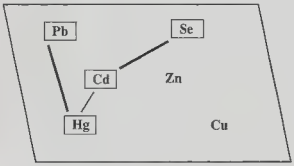
Concentration des métaux dans le sang.– La quantification du plomb érythrocytaire chez l'homme et l'oiseau sont des critères d'exposition classiquement utilisés en toxicologie. Dans le sang des jeunes flamants les concentrations en plomb atteignent des valeurs inférieures d'un ordre de grandeur à celles considérées comme anormales chez



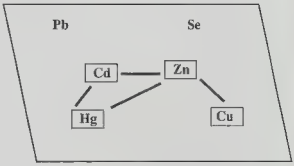
POUMON



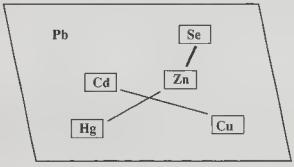
ESTOMAC



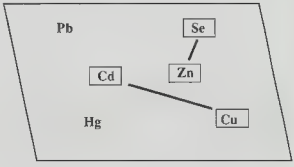
FOIE



REIN



MUSCLE



OS

P < 0,01

0,01 < P < 0,05

FIG. 2.– Relations intra-organiques.

TABLEAU IV – Fluctuations des concentrations en éléments traces dans les différents types de plumes de trois flamants âgés de plus de 25 ans, une femelle (**B**) et deux mâles. Les tectrices ont été analysées sans le rachis **m** : moyenne arithmétique, **σ** : écart-type, **C.V.** : coefficient de variation exprimé en %, **n.d.** : non détecté.

	Cd µg/kg	Cu mg/kg	Hg mg/kg	Pb mg/kg	Se mg/kg	Zn mg/kg
Rémiges primaires						
partie recouverte						
A	59,2	2,5	1579,9	5,90	1,7	50,8
B	109,8	2,3	1528,6	3,55	3,7	62,2
C	40,8	2,4	562,0	4,47	1,9	67,5
m (σ)	69,9 (35,7)	2,4 (0.1)	1223,5 (573,4)	4.64 (1.18)	2,4 (1.1)	60,2 (8,5)
CV%	51,1	4,2	46,9	25,5	45,8	14,1
partie couvrante						
A	149,3	7,7	1526,6	25,02	3,1	77,1
B	239,2	8,2	1372,1	17,25	8,3	118,3
C	110,6	5,2	636,5	17,71	4,0	128,3
m (σ)	166,4 (66.0)	7,0 (1,6)	1178,4 (475,6)	19,99 (4,36)	5.1 (2,8)	107,9 (27,1)
CV%	39,7	22,9	40,4	21,8	54,9	25,1
Rémiges secondaires						
partie recouverte						
A	58,1	2,3	1205,7	2,21	3,1	130,8
B	38,7	3,4	2427,4	2,06	11,2	134,6
C	102,7	2,9	463,3	2,78	4,2	142,6
m (σ)	66,5 (32,8)	2,9 (0,6)	1365,5 (991,7)	2,35 (0,38)	6,2 (4,4)	136,0 (6,0)
CV%	49,3	20,7	72,6	16,2	71,0	4,4
partie couvrante						
A	121,5	5,6	2104,7	4,12	5,8	338,6
B	128,1	10,1	2899,7	6,50	21,9	332,7
C	228,3	6,3	524,8	5,78	7,0	307,1
m (σ)	159,3 (59,8)	7,3 (2,4)	1843,1 (1208,9)	5.47 (1,22)	11,6 (9,0)	326,1 (16,7)
CV%	37,5	32.9	65,6	22,3	77,6	5,1
rachis						
A	n.d.	13,7	286,7	0,26	2,5	79,2
B	n.d	6,1	1348,3	0,10	1,3	28,2
C	n.d.	4,0	397,7	0,11	1,4	34,0
m (σ)		8.6 (4,4)	677,6 (583,5)	0,16 (0,09)	1,7 (0,7)	49,8 (27,0)
CV%		51,2	86,1	56,3	41,2	54,2
Tectrices roses						
A	61,0	3,7	1397,4	2,7	1,1	21.8
B	304,7	14,3	2023,9	26,0	3,3	99,3
C	71,9	3,7	934,3	3,8	0,9	27,0
m (σ)	145,9 (138)	7,2 (6.1)	1451,9 (546.8)	10,8 (13,2)	1,8 (1,3)	49,4 (43,3)
CV%	94,4	85.0	37,9	121,4	73,1	87,7
Tectrices rouges						
A	87,8	7,0	751,3	3,6	1.4	28.6
B	60,7	9,3	1494,8	3,2	2,3	37,5
C	57,9	6,4	1453,1	3,3	2.5	35.0
m (σ)	68,8 (16,5)	7,6 (1,5)	1233,1 (417,7)	3,37 (0,2)	2,1 (0.6)	33,7 (4,6)
CV%	24,0	20,2	33,9	6,2	28,5	13,6
duvet						
A	162,4	18,7	981,7	19,5	2,7	36,4
B	96,1	20,0	1264,0	11,5	3,4	53,1
C	160,8	20,6	1016,0	16,9	3,2	60,8
m (σ)	139,8 (37,8)	19,8 (1,0)	1086,9 (154,3)	16,0 (4,1)	3,1 (0,4)	50,1 (12,5)
CV%	27,1	6.9	13,8	25,5	11,6	24,9

d'autres espèces aviennes, les concentrations de cuivre dans le sérum sont inférieures à celles rencontrées dans le sang total. Toutes deux se situent dans la gamme des concentrations rencontrées chez d'autres espèces aviennes, par contre, les concentrations en zinc sérique sont très élevées. Mais étant donné l'absence de référence dans la littérature, concernant les juvéniles d'oiseaux, cette observation n'est pas actuellement interprétable en termes de contamination.

TABLEAU V.– Concentrations de métallothionéine dans les foies et les reins de flamants exprimées en mg par kg de poids frais m : moyenne arithmétique σ : écart-type. C.V. : coefficient de variation exprimé en %.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	m (σ) C.V.%
FOIE	2203	3626	4833	3163	3616	3436	4835	3423	2086	2692	3391 (939) 27.7
REIN	673	630	1010	531	888	738	1072	661	572	528	730 (195) 26.8

Concentration des métaux dans les plumes.– Par rapport aux adultes, les jeunes présentent des concentrations en Cd, Cu et Pb plus faibles et une concentration en Zn plus forte. Dans le cas des métaux non-essentiels, Cd et Pb, ces différences peuvent être attribuées à un degré d'exposition supérieur pour les adultes. Par contre, le zinc est un élément indispensable à la production du plumage des oiseaux et des variations de sa concentration sont observées en relation, avec des spécificités métaboliques, et les phases de croissance, phénomène à relier aux variations des concentrations sériques observées.

Chez les jeunes flamants, qui n'ont jamais quitté la zone de nidification, les résultats confirment l'existence d'une contamination locale par Cd, Cu et Pb, alors qu'ils ne confirment pas la contamination atmosphérique par Se et Zn, observée chez les adultes.

ASPECT BIOCHIMIQUE

Pour apprécier l'impact potentiel de la bioaccumulation des métaux à l'égard des êtres vivants, il est essentiel de connaître les formes physico-chimiques (la « spéciation ») de ceux-ci dans la cellule. La nature physico-chimique du ligand intra-cellulaire d'un métal conditionne, en effet, sa toxicité immédiate et/ou future. S'il est fixé sur une protéine (p.ex. une enzyme) qu'il dénature, ou s'il bloque une réaction enzymatique (le plomb bloque deux enzymes essentielles à la biosynthèse de l'hème : l'ALAdéshydratase et l'hèmesynthétase), l'organisme subit des dommages immédiats. Si le métal est fixé (au moins temporairement) sous une forme qui neutralise sa toxicité (minérale : sphérocristaux ou granules ; organique : métalloprotéine spécifique), peu ou pas de perturbations métaboliques sont observées. Cette spéciation intracellulaire conditionne aussi le transfert du métal vers un autre organisme en cas de prédation, ainsi que le devenir du métal dans l'environnement à la mort de l'organisme contaminé. C'est pourquoi, nous avons cherché à mettre en évidence et à quantifier un type particulier de métalloprotéines, les métallothionéines (MT), dans le foie et le rein des flamants de Camargue (COSSON, 1989).

Les métallothionéines sont des protéines de faible poids moléculaire, riches en cystéines, impliquées dans l'homéostasie du zinc (KÄGI & NORDBERG, 1979 ; FOULKES, 1982 ; ONOSAKA *et al.*, 1984 ; NEMER *et al.*, 1984 ; KÄGI & KOJIMA, 1987 ; COSSON, 1992). A cause de la substitution possible du zinc, constitutif de la protéine, par le cadmium, le cuivre ou le mercure, ces protéines jouent un rôle important dans les processus de détoxication et d'acquisition de tolérance aux métaux lourds (FINLAYSON & VERRUE, 1982 ; DUNCAN & KLAVERKAMP, 1983 ; ROCH & MAC CARTER, 1984 ; BRADLEY *et al.*, 1985 ; HARRISON & LAM, 1986). Leur abondance dans certains tissus comme le foie et le rein permet de limiter les effets néfastes engendrés dans ces organes par la présence des métaux toxiques (Cd ou Hg) ou en excès (Cu ou Zn).

Nous présentons tableau V, les concentrations en MT des foies et des reins de flamants. Bien que la composition en acides aminés des métalloprotéines isolées chez le flamant n'ait pas été déterminée, elles présentent suffisamment de caractéristiques des métallothionéines pour leur être assimilées. D'autant que des MT ont déjà été isolées chez des oiseaux de mer collectés dans l'Atlantique Nord (OSBORN, 1978) et chez des poulets soumis à des injections de chlorure de cadmium (WESER *et al.*, 1973). Il apparaît que dans le foie des flamants il existe une corrélation significative entre les concentrations en zinc et en cuivre et la concentration en métallothionéines. Dans le rein, les quatre métaux (Cd, Cu, Hg, Zn) sont corrélés aux métallothionéines. L'existence de telles corrélations laisse supposer que le métal corrélé est préférentiellement lié au ligand considéré (MT). Une analyse statistique (régression multiple pas-à-pas) a permis de mettre en évidence que les teneurs en zinc et, secondairement, en cuivre, étaient les facteurs influençant principalement la production de métallothionéine dans les deux organes étudiés. Ce résultat confirme, si besoin est, que dans des conditions d'exposition naturelles - par opposition à certaines expériences de laboratoire menées sans aucun soucis de réalisme écologique ou éthologique : doses d'intoxication excessives, voies d'intoxications artificielles (injections multiples et variées), irrespect des formes physico-chimiques des métaux au niveau intracellulaire, négation des processus de franchissement membranaire et de transport au sein de l'organisme… – les métallothionéines ne doivent leur participation aux mécanismes de détoxication des métaux qu'à des interactions fortuites de cations étrangers avec le mécanisme normal de l'homéostasie du zinc et peut-être du cuivre (COSSON *et al.*, 1991).

CONCLUSIONS

La quantification des éléments traces dans les différents organes des flamants de Camargue met en évidence qu'un élément donné est accumulé en concentration variable suivant les tissus. Un tissu possédant la plus forte concentration d'un élément donné ne présente pas forcément la plus forte concentration pour un autre élément. Conformément aux observations de EVANS *et al.* (1987) et de MUIRHEAD & FURNESS (1988), les maxima de plomb et de cadmium se retrouvent dans le rein, alors que le zinc et le mercure ont leur maxima dans le foie.

Chez quelques individus, notre étude met en évidence des concentrations nettement supérieures à la moyenne. Toutefois, les concentrations maximales atteintes pour le cadmium, le mercure et le plomb, sont inférieures à celles trouvées chez d'autres espèces aviennes fortement contaminées. Par contre, les teneurs moyennes de ces métaux dans le foie et le rein sont souvent élevées par rapport aux valeurs moyennes citées par les auteurs.

L'existence de corrélations entre les variations de concentration des éléments essentiels et toxiques (figure 2) souligne la compétition qui existe au niveau des sites de fixation de ces éléments dans l'organisme. La mise en évidence et la quantification de métallothionéine dans le foie et le rein confirment l'ubiquité de cette métalloprotéine et sa participation aux processus de détoxication des métaux. L'existence de corrélations entre la concentration de celle-ci et celles de certains métaux (Cd, Cu, Hg, Zn) matérialise la compétition évoquée plus haut pour un type particulier de ligand intracellulaire.

Bien que des hypothèses puissent être émises quant au mode d'intoxication des flamants, il semble encore hasardeux de trancher quant à la prépondérance de la voie atmosphérique ou de la voie trophique pour la contamination par les divers éléments. Nous retiendrons cependant, que des apports atmosphériques ont été évoqués pour tous les éléments et particulièrement pour le plomb et le mercure. Quant au cadmium, l'intoxication par voie alimentaire pourrait être prépondérante.

Etant donné que ces analyses ont été effectuées en hiver, à une époque où les animaux affamés présentent généralement (EVANS *et al.*, 1987) des concentrations en métaux lourds plus fortes, l'interprétation de nos données brutes en termes de conséquences pour la survie des oiseaux doit être pondérée. Nous pouvons cependant remarquer que la concentration en plomb du foie des flamants est en moyenne de 1,6 mg.kg^{-1}, ce qui est très inférieur aux concentrations associées à l'apparition du saturnisme chez d'autres oiseaux (LONGCORE *et al.*,1974 ; MUNOZ *et al.*, 1976 ; SIMPSON *et al.*, 1979 ; HULSE *et al.*, 1980). La concentration en mercure dans les plumes de flamants (généralement inférieure à 2 mg.kg^{-1}) est très inférieure à celles rencontrées chez les individus émaciés de plongeon imbrin, *Gavia immer* (FRANCK *et al.*, 1983) et à la concentration de 40 mg.kg^{-1}, considérée comme cause de stérilité (*in* WESTERMARK *et al* , 1975). Les concentrations en cadmium dans le rein sont en moyenne très inférieures à celles qui provoquent des lésions rénales chez d'autres espèces aviennes (WHITE *et al.*, 1978 ; NICHOLSON & OSBORN, 1983 ; NICHOLSON *et al.*, 1983), mais la concentration maximale observée atteint cependant 20% environ de la concentration néphrotoxique la plus faible. Les concentrations en sélénium dans le foie et le muscle sont du même ordre de grandeur que celles observées chez *Anas platyrhynchos* après une intoxication léthale par le sélénite de sodium (HEINZ *et al.*, 1987). Toutefois, la bioaccumulation et la sensibilité aux éléments traces varient considérablement selon les espèces et nous ne savons pratiquement rien sur la sensibilité des espèces sauvages (HEINZ *et al.*, 1987 ; MUIRHEAD & FURNESS, 1988).

En résumé, notre étude met en évidence une contamination latente des flamants de la Réserve de Biosphère de Camargue, sans que celle-ci n'ait, pour l'instant, de conséquences drastiques puisque leur population est en pleine expansion (ANONYME, 1987). Cette absence d'effet macroscopique peut-être due, comme cela a été évoqué plus haut, à la nature des formes physico-chimiques de stockage des métaux toxiques, notamment à l'abondance de métallothionéines dans le cas du cadmium et du mercure. Seule la poursuite des recherches permettra de mieux cerner l'origine de cette contamination, ses sources, son cheminement et ses conséquences à long terme sur l'avifaune et la faune en général. D'autre part, il serait certainement souhaitable de se donner les moyens (programmes de recherche et soutien financier) de répondre à ces questions avant que ne soient observées des conséquences dramatiques pour l'avifaune de Camargue, déjà fortement touchée au niveau des Anatidés et des rapaces par la pression de chasse (intoxication chronique au plomb : PAIN *et al.*, 1992 a et b.

Il apparait aussi, qu'une politique de sauvegarde de l'environnement s'appuyant sur la mise en réserves d'espèces dans des sanctuaires localement préservés de rejets polluants, alors que les polluants, quels qu'ils soient, ne connaissent ni frontières, ni limites géographiques, est vouée à l'échec. L'exemple des flamants, qui relève d'une étude écotoxicologique, prouve qu'à l'évidence, les animaux qui se déplacent hors des limites des réserves se trouvent, de ce fait, exposés à des pollutions et que des pollutions, d'origines extérieures aux réserves, peuvent y être transférées *via* les compartiments atmosphériques ou aquatiques, ce qui n'est pas sans entraîner, à plus ou moins long terme, de conséquences écologiques graves.

REMERCIEMENTS

Ce projet a été soutenu dans le cadre de l'Action Thématique Programmée « Ecotoxicologie » du

CNRS/PIREN. Nous remercions MM. P. HEURTEAUX et E. COULET pour la collecte et la conservation des carcasses de flamants, ainsi que M. F. RAMADE dans l'équipe de recherche duquel (URA 690 CNRS) une partie de ce travail a été effectuée avec l'aide de MM. C. VERVELLE et E. THYBAUD.

BIBLIOGRAPHIE

AMIARD, J.C., PINEAU, A., BOITEAUD, H.L., METAYER, C. & AMIARD-TRIQUET, C. 1987.– Application de la spectrométrie d'absorption atomique zeeman au dosage de huit éléments traces (Ag, Cd, Ca, Cu, Mn, Ni, Pb, Se) dans des matrices biologiques solides. *Water Res.*, 21 : 693-697.

AMIARD-TRIQUET, C., PAIN, D. & DELVES H.T., 1991.– Exposure to trace elements of Flamingos living in a biosphere reserve, the Camargue (France). *Environ. Pollut.*, 69 : 193-201.

ANONYME, 1987.– Compte Rendu Ornithologique Camarguais pour les Années 1984-1985. *Rev Ecol. (Terre et Vie)*, 42 : 167-191.

BLUS, L.J., HENNY, C J., ANDERSON, A. & FITZNER, R.E., 1985.– Reproduction, mortality, and heavy metal concentrations in Great Blue Herons from three colonies in Washington and Idaho *Colonial Waterbirds*, 8 (2) : 110-116.

BOUDOU, A., 1982.– *Recherches en écotoxicologie expérimentale sur les processus de bioaccumulation et de transfert des dérivés du mercure dans les systèmes aquatiques continentaux* Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences. Univ Bordeaux 1 : 297p.

BRADFORD, M.M., 1976.– Rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilising principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72 : 244-248.

BRADLEY, R.W., Du QUESNAY, C. & SPRAGUES, I.B., 1985.– Acclimation of Rainbow Trout, *Salmo gairdneri* RICHARDSON, to zinc : kinetics and mechanisms of enhanced tolerance induction. *J. Fish Biol.*, 27 : 367-379

BRAUNE, B.M., 1987.– Comparison of total mercury levels in relation to diet and molt for nine species of marine birds. *Arch Environ. Contam. Toxicol.*, 16 : 217-224

CHENEY, M A., HACKER, C.S. & SCHRODER, G.D., 1981.– Bioaccumulation of lead and cadmium in the Louisiana Heron (*Hydranassa tricolor*) and the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 5 : 211-224.

COSSON, R.P., 1987.– *Influences des pratiques agricoles sur la contamination des écosystèmes aquatiques par les métaux lourds : approche écotoxicologique.* Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences. Univ. Paris XI-Orsay : 440p

COSSON, R.P., AMIARD, J-C. & AMIARD-TRIQUET, C., 1988a.– Trace elements in Little Egrets and Flamingos of Camargue, France. *Ecotoxicol. Environ Saf.*, 15 : 107-116.

COSSON, R.P., AMIARD-TRIQUET, C. & AMIARD, J-C., 1988b.– Utilisation des plumes dans la recherche des sources de contamination des oiseaux par les éléments traces : Cd, Cu, Hg, Se et Zn chez les Flamants de Camargue, France. *Water, Air and Soil Pollut.*, 42 : 103-115

COSSON, R P., 1989 – Relationships between heavy metal and metallothionein-like protein levels in the liver and kidney of two birds : the Greater Flamingo and the Little Egret. *Comp. Biochem. Physiol.*, 94C (1) : 243-248.

COSSON, R.P., AMIARD-TRIQUET, C. & AMIARD J-C., 1991 – Metallothioneins and detoxication. Is the use of detoxication protein for MTs a language abuse ?. *Water, Air and Soil Pollution*, 57/58 : 555-567.

COSSON, R.P., 1992.– Les Métallothionéines. *Analusis*, 20 (6) : 50-53.

CUSTER, T.W. & MULHERN, B.L., 1983.– Heavy metal residues in prefledgling Black-Crowned Night-Herons from three Atlantic coast colonies *Bull Environ. Contam. Toxicol.*, 30 : 178-185.

Di GIULO, R.T. & SCANLON, P.F., 1984 – Sublethal effect of cadmium ingestion on Mallard Ducks. *Arch. Environ. Contam Toxicol.*, 13 : 765-771.

DUNCAN, D.A. & KLAVERCAMP, J F., 1983.– Tolerance and resistance to cadmium in White Suckers (*Catostomus commersoni*) previously exposed to cadmium, mercury, zinc or selenium. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 128-138.

DUSTMAN, E.H., STICKEL, L.F. & ELDER, J.B., 1972.– Mercury in wild animals, Lake St-Clair, 1970. *In :* HARTUNG, R. and DINMAN, B.D. (eds), *Environmental Contamination.* Ann Arbor Science Publications, Ann Arbor, MI : 46-52.

EVANS, P R., UTTLEY, J D., DAVIDSON, N.C. & WARD, P 1987.– Shorebirds as agents of transfert of heavy metals within and between estuarines ecosystems. *In* COUGHTREY, P.J., MARTIN, M.H. & UNSWORTH, M H. (eds), *Pollutant Transport and Fate in Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, London : 337-352.

FIMEREITE, N. 1974 - Mercury contamination of aquatic birds in Northwestern Ontario. *J. Wildl. Manage.*, 38 : 120-131.

FINLAYSON, B.J. & VERRUE, K.M 1982.– Toxicities of copper, zinc and cadmium mixtures to juvenile Chinook Salmon. *Trans Amer Fish Soc.*, 11 . 645-650.

FOULKES, E.C. 1982.– *Biological Roles of Metallothionein. Developments in Toxicology and Environmental Sciences*, 9, Elsevier North-Holland, 327 p.

FRANK, R., LUMSDEN, H., BARR, J.F. & BRAUN, H E. 1983 – Residues of organochlorine insecticides, industrial chemicals, and mercury in eggs and tissues taken from healthy and emaciated common Loons, Ontario, Canada, 1968-1980. *Arch. Environ Contam. Toxicol.*, 12 : 641 654

GOEDE, A.A. 1985.– Mercury, selenium, arsenic and zinc in Waders from the Dutch Wadden Sea. *Environ. Pollut. (series A)*, 37 : 287-309

GOEDE, A.A. & de VOOGT, P. 1985.– Lead and cadmium in waders from the Dutch Wadden Sea. *Environ. Pollut. (series A).* 37 311-322

HARRISON, F.L. & LAM, J R. 1986.– Copper-binding proteins in liver of Bluegills exposed to increased soluble copper under field and laboratory conditions. *Environ Health Perspect* , 65 : 125-132.

HEINZ, G.H., HOFFMAN., D.J., KRYNITSKY, A J. & WELLER, M.G. 1987.– Reproduction in Mallards fed selenium. *Environ Toxicol. Chem.*, 6 : 423-433.

HOFFMAN, R.D. & CURNOW, R.D. 1979.– Mercury in herons, egrets and their food. *J. Wildl. Manage.*, 43 (1) : 85-93.

HONDA, K., MIN, B Y. & TATSUKAVA, R. 1986.– Distribution of heavy metals and their age-related changes in Eastern Great White Egret, *Egretta alba modesta*, in Korea. *Arch Environ*

Contam. Toxicol., 15 : 185-197.

HULSE, M., MAHONEY, J.S., SCHRODER, G.D., HACKER, C.S & PIER, S.M 1980 – Environmentally acquired lead, cadmium and manganese in the Cattle Egret, *Bubulcus ibis*, and the Laughing Gull, *Larus atricilla*. *Arch Environ Contam Toxicol.*, 9 : 65-78

KÄGI, J.H.R. & NORDBERG, M. 1979.– *Metallothionein Experientia Supplementum* 34, Birkhauser Verlag, Basel, 378 p.

KÄGI, J.H.R. & KOJIMA, Y. 1987.– *Metallothionein II Experientia Supplementum* 52, Birkhauser Verlag, Basel, 755 p.

KING, K.A. & CROMARTIE, E. 1986.– Mercury, cadmium, lead and selenium in three waterbird species nesting in Gavelston Bay, Texas, USA. *Colonial Waterbirds*, 9 : 90-94

LONGCORE, J.R., LOCKE, L.N., BAGLEY, G.E. & ANDREWS, R. 1974 – Significance of lead residues in Mallard tissues. *Special Scientific Report. Wildlife*, 182, Washington, D.C. : 14 p.

MOLNAR, J.J. 1983 – Copper storage in the liver of the Wild Mute Swan (*Cygnus olor*). *Arch. Pathol. Lab Med.*, 107 : 629-632

MUIRHEAD, S.J. & FURNESS, R.W. 1988 – Heavy metal concentrations in the tissues of sea birds from Cough Island, South Atlantic Ocean. *Mar. Pollut. Bull.*, 19 (6) : 278-283.

MUNOZ, R. U., HACKER, C.S. & GESELL, T.F. 1976.– Environmentally acquired lead in the Laughing Gull, *Larus atricilla J. Wildl Dis.*, 12 : 139-143.

NEMER, M., TRAVAGLINI, E.C., RONDINELLI, E. & D'ALONSO, J. 1984.– Developmental regulation, induction and embryonic tissue specificity of Sea Urchin metallothionein gene expression. *Developmental Biology*, 102 : 471 482

NICHOLSON, J.K. & OSBORN, D. 1983. Kidney lesions in pelagic seabirds with high tissue levels of cadmium and mercury. *J. Zool , London 200*, 1 : 99-118

NICHOLSON, J.K., KENDALL, M.D. & OSBORN, D. 1983.– Cadmium and mercury nephrotoxicity *Nature*, 304 : 633-635.

ONOSAKA, S., TANAKA, K. & CHERIAN, M.G. 1984.– Effects of cadmium and zinc on tissue levels of metallothionein. *Environ Health Perspect.*, 54 : 67-72.

OSBORN, D. 1978.– A naturally occuring cadmium and zinc binding protein from the liver and kidney of *Fulmarus glacialis*, a pelagic North Atlantic seabird. *Biochem Pharmacol.*, 27 : 822-824.

PAIN, D.J., METAYER, C. & AMIARD, J-C. 1992a – Lead determination in avian blood : application to a study of lead contaminationin raptors from France. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry*, in press.

PAIN, D.J., BAVOUX, C., BURNELEAU, G., EON, L., AMIARD-TRIQUET, C. & NICOLAU-GUILLAUMET, P 1992b.– Lead poisoning in wild populations of Marsh Harrier, *Circus aeruginosus* , in the Camargue and Charente-Maritime, France. Soumis à *Ibis*.

PINEAU, A. 1987 – *Contribution à l'étude de l'élimination des éléments traces par les produits de la sécrétion pileuse*. Thèse de doctorat ès Sciences Pharmaceutiques. Univ. de Nantes : 270p

REICHEL, W.L., SCHMELING, S.K , CROMARTIE, E., KAISER, T.E., KRYNITSKY, A.J., LAMONT, T.G., MULHERN, B.M., PROUTY, R.M., STAFFORD, C.J. & SWINEFORD, D.M. 1984.– Pesticides, PCB and lead residues and necropsy data for Bald Eagles from 32 states, 1978-81. *Environ. Monit. Asses.*, 4 : 395 403

ROCH, M & Mc CARTER, J.A. 1984.– Hepatic metallothionein production and resistance to heavy metals by Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*). I. Exposed to an artificial mixture of zinc, copper and cadmium. *Comp Biochem. Physiol.*, 77C · 71-75.

SARKKA, J., HATTULA, M.L., JANATUINEN, J., PAASIVIRTA, J. & PALOKANGAS, R 1978.– Chlorinated hydrocarbons and mercury in birds of Lake Pajanne, Finland, 1972-74. *Pest Monit J.*, 12 (1) . 26-35.

SIGURSLID, D. 1984.– Environmental uptake of lead in Black-Crowned Night Herons. *In* VEZIROGLU, T.N. (ed), *The Biosphere · Problems and Solutions*.. Elsevier Scientific Publications, Amsterdam · 629-637.

SIMPSON, V.R., HUNT, A.E. & FRENCH, M.C. 1979 – Chronic lead poisoning in a herd of Mute Swan. *Environ. Pollut.*, 18 : 187-203.

SZEFER, P. & FALANDYSZ, J. 1986.– Trace metals in bones of Scaup Ducks (*Aythya marila*) wintering in Gdansk, Baltic Sea, 1982-83 and 1983-84. *Science Total Environ* , 53 : 193-199

THIBAUD, Y. 1983.– *Manuel des analyses chimiques en milieu marin* C.N.E.X.O. (ed.), chap. 20 : 243-249.

THOMPSON, J.A.J. & COSSON, R.P. 1984.– An improved electrochemical method for the quantification of metallothioneins in marine organisms. *Mar. Environ* , 11 : 137-152

WESER, U., DONAY, F. & RUPP, H. 1973.– Cadmium-induced synthesis of hepatic metallothionein in chicken and rats. *Febs Letters*, 32 : 171-174.

WESTERMARK, T., ODSJO, F. & JOHNELS, A.G. 1975 – Mercury content of bird feathers before and after Swedish ban on alkyl mercury in agriculture. *Ambio.*, 4 : 87 92.

WEYERS, B., GLUCK, E. & STOEPPLER, M. 1985.– Environmental monitoring of heavy metals with birds as pollution integrating biomonitors. III. Fate and content of trace metals in Blackbirds food, organs and feathers from a highly polluted and control area. *In* Lekkas, T.D. (ed.) *Heavy Metals in the Environment, 1*. CEP Consultants, Edinburgh : 718-720.

WHITE, D.H , FINLEY, M.T. & FERREL, J.F. 1978.– Histopathological effects of dietary cadmium on kidneys and testes of Mallard Ducks. *J Toxicol. Environ Health*, 4 . 551-558.

WHITE, D.H & CROMARTIE, E. 1985.– Bird use and heavy metal accumulation in water birds at dredge disposal impoundments, Corpus Christi, Texas. *Bull. Environ Contam Toxicol* , 34 . 295-300

Bull. Ecol, t. 24 (1) 1993 : 31-40

COMMUNITY COMPOSITION : COMPLEXITY VERSUS DIVERSITY*

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

« Analyse des Systèmes Écologiques, Écologie du Sol », C.N.R.S. et Université Paris 7, Route de la Tour Dénecourt, F-77300 Fontainebleau, France

SUMMARY
(original scientific paper)

We cannot measure the complexity of any ecological system only by its species diversity.
Based on the ecological diversity concept the degree of complexity of the system can be evaluated by the estimation of a complexity index equal to the sum of the species diversity and the cenotic diversity indices, the later in terms of species occupying every cenotic level, that is the ecological level where a set of species having the same or similar biological and ecological behaviour can be placed.

KEY WORDS : Community - Ecosystem - Landscape - Complexity - Species diversity - Habitat diversity - Spatial diversity.

RESUME
(travail original)

La complexité de n'importe quel système écologique complexe ne peut pas être mesurée seulement par sa diversité spécifique.
A partir du concept de diversité écologique le degré de complexité du système peut être évalué par le calcul d'un indice de complexité égal à la somme des indices de diversité spécifique et de diversité cénotique, ce dernier en termes de l'occupation de chaque niveau cénotique par les espèces, c'est-dire le niveau écologique ou un ensemble d'espèces ayant le même ou similaire comportement biologique et écologique peut être placé.

MOTS CLÉS : Peuplement - Écosystèmes - Paysage - Complexité - Diversité spécifique - Diversité-habitat - Diversité spatiale.

INTRODUCTION

Complexity seems to be a more or less intuitive bio-ecological concept (*cf.* e.g., MACARTHUR, 1955 ; ELTON, 1958 ; MAGURAN, 1988 ; SOLBRIG & NICOLIS, 1991). However, even if there are few definitions of the complexity of the ecological systems their variety suggests that this concept is more intuitive that it seemed. Thus, for WILLIAMSON (1972), it is a property of communities, like richness and diversity, « related to the number of species, and to the feeding and other interrelations of species », which PIMM (1979) defined as « the number of pairs of species interactions (predator-prey or competitor-competitor) in the system ». He measures it in terms of « connectance, that is, the actual, divided by the possible number of interspecific interactions » (PIMM, 1982). However, there are some ambiguous definitions : « more species and more interactions », or « more species or more interactions » (GILLER, 1984). MAY (1974, 1984) measured it by the number of species, and the number and the nature of the trophic web links between the individuals of the system, while for GOODMAN (1975) complexity was synonymous with trophic diversity, diversity which results from species interactions and which is measured by the number of species present. But, for PAINE (1966), the number of species present, or local diversity, is in direct relation with the efficiency of the predators in the trophic webs. And, at last, for KING and PIMM (1983) the complexity of the trophic webs must be measured by the number of species present, by the number of interactions of competition type and by the species diversity, « a measure combining the number of species and their relative abundances ».

More recently, the complexity of ecosystems is defined from the point of view of system analysis as « a function of the number of interactions between elements in a set » (KIKKAWA, 1986), and « related to the interaction of different levels of organization » (ALLEN *et al.*, 1982), that is in terms of hierarchical theory of ecosystems (O'NEILL *et al.*, 1986 ; BONNER, 1988).

*Manuscrit reçu le 10 juin 1992, version révisée acceptée pour publication le 15 mars 1993.

Thus, the complexity of an ecological system can be defined as the characteristic of the system which results from the variety of its several components (species, functional groups, cenotic levels as habitats, trophic levels, ecological niches...) and their interactions (dynamics and patterns) in space and time (CANCELA DA FONSECA, 1984, 1991 ; SOLBRIG, 1991a, 1991b ; SCHEINER, 1992). For us, a « cenotic level » is an ecological level where a set of species having the same or similar biological and ecological behaviour, i.e. ecological function, can be placed, that is, for instance, species having the same or similar trophic behaviour or habitat. Thus the cenotic level is, or can be, the material or the categorial support of a « guild » or « assemblage of species utilizing a particular resource or group of resources in a functionally similar manner » (GILLER, 1984). They are redundant species which increase intrinsically the complexity of the system.

Though WHITTAKER (1972) and BLONDEL (1979), and more recently BONNER (1988), pointed out that species diversity increases with the complexity of the ecological systems, either during the evolution time or along habitat or geographic gradients, it does not mean that system complexity is necessarily synonymous with species diversity (CANCELA DA FONSECA, 1984,1991), unless we consider only, and just only, according to the « modern ecological theory », that « every species in a community occupies a singular niche » (SOLBRIG, 1991b), avoiding, thus, to take into account the environmental diversity. Furthermore, ecological systems are both hierarchical and multivariate. Their complexity is then more than only their species diversity, going for the living systems from genes to ecosystems diversity (DI CASTRI & YOUNES, 1990a, 1990b ; SOLBRIG, 1991b).

Our aim is to introduce a measure of the ecological system complexity directly related to the measures of its species and cenotic diversities, the later estimated from the number of individuals of each species present in the different cenotic levels. Thus, according to this method, this measure is represented by a single number or scalar instead of a vector or ordered sequence of numbers.

SOME APPROACHES TO THE MEASURE OF COMPLEXITY THROUGH THE DIVERSITY CONCEPT

Based on the concept of species diversity and utilizing either SHANNON's equation or BRILLOUIN's one

$$H = - K \sum_i p_i \log_a p_i \qquad \text{(SHANNON, 1949)}$$

$$I = (K / X) \log_a (X! / \prod_i X_i !) \qquad \text{BRILLOUIN, 1951a, 1951b, 1959)}$$

where a=2, 10 or e, $P_i = X_i / X$ is the probability of occurrence of the species i, X_i the number of individuals of the species i, X the total number of individuals in the system, and K a constant, several authors gave indirectly a measure of the ecological systems complexity by estimating the correlation between species diversity and habitat structural diversity : higher habitat diversity, higher species diversity (MAGURRAN, 1988), then higher system complexity

This method was put forward by MACARTHUR and MACARTHUR in 1961 and also utilized by MACARTHUR *et al.* (1966) to measure the differences between two habitats. The same type of complexity estimation was utilized by ANDERSON (1978) who used the SHANNON's equation for both the species diversity and the habitat diversity, and by BLONDEL *et al.* (1973) and BLONDEL and CUVILLIER (1977) who measured the species diversity, H(x), using the same SHANNON's equation, and measured the habitat diversity, H(y), using GODRON's equation (GODRON, 1966) which is based on combinatory analysis associated to the entropy equation of BRILLOUIN (1951a, 1951b, 1959).

COMPLEXITY VERSUS DIVERSITY

A system where each species, x_i (i = 1,2,...S), occupy a different cenotic level, y_i (j = 1,2,...R), can then be represented by a matrix with S rows and R columns, where X_{ij} is the number of individuals of the species i present in the cenotic level j, and X the total number of individuals of all species in the system (FIG. 1). This matrix is of the resource matrix type of COLWELL and FUTUYMA (1971) or of the « RXC » occurrence matrix type of PIELOU (1972, 1975), from which the different diversity indices based on SHANNON's equation ($H = -\sum_i p_i \log_e p_i$, i=1,2,...n) are easily defined and estimated. Let $\pi_{ij} = X_{ij} / X$, ($\sum_i \sum_j \pi_{ij} = 1$), be the probability of occurrence of the species i at level j ;

$p_{ij} = X_{ij} / X_{i\cdot}$, ($\sum_j p_{ij} = 1$), be the conditional probability of occurrence of the same species i in all levels j ; $q_{ij} = X_{ij} / X_{\cdot j}$, ($\sum_j q_{ij} = 1$), be the conditional probability of occurrence of all species i in the same level j ; $P_i = X_{i\cdot} / X$, ($\sum_i P_i = 1$), be the marginal probability of occurrence of each species i ; and, $Q_j = X_{\cdot j} / X$, ($\sum_j Q_j = 1$) be the marginal probability of the species occurrence in each level j, the different diversity indices will be

a. *Diversity of the doubly classified community* (PIELOU, 1975), *cross-classified community diversity* (PATIL and TAILLIE, 1979) or *global diversity of the system* :

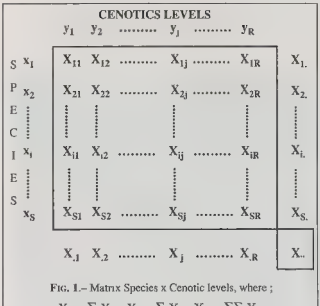


FIG. 1.– Matrix Species x Cenotic levels, where ;

$$X_{i.} = \sum_j X_{ij} \; ; \; X_{.j} = \sum_i X_{ij} \; ; \; X_{..} = \sum_i \sum_j X_{ij},$$

and i=1, ... S, and j=1, .. R

Matrice Espèces x Niveaux cénotiques, où ,

$$X_{i.} = \sum_j X_{ij} \; ; \; X_{.j} = \sum_i X_{ij} \; ; \; X_{..} = \sum_i \sum_j X_{ij},$$

et i=1, .. S, et j=1, R

$$H(x,y) = -\sum_i \sum_j \pi_{ij} \log_e \pi_{ij} = -\sum_i \sum_j (P_i Q_j) \log_e (P_i Q_j)$$

b. *Species diversity* :

$$H(x) = -\sum_i P_i \log_e P_i$$

c. *Cenotic diversity* :

$$H(y) = -\sum_j Q_j \log_e Q_j$$

d. *Average cenotic diversity by species, mean niche width, mean habitat span* (PIELOU, 1975), *niche width* (PATIL and TAILLIE, 1979) or *mean level span* :

$$H_x(y) = -\sum_i \sum_j \pi_{ij} \log_e p_{ij} = -\sum_i P_i \sum_j p_{ij} \log_e p_{ij}$$

e. *Average species diversity by level, mean niche overlap, mean habitat overlap*, (PIELOU, 1975). *niche overlap* (PATIL and TAILLIE, 1979) or *mean level overlap* :

$$H_y(x) = -\sum_i \sum_j \pi_{ij} \log_e q_{ij} = -\sum_j Q_j \sum_i q_{ij} \log_e q_{ij}$$

According to our definition of ecological system complexity before-mentioned, two of these indices are particularly relevant : the species diversity, H(x), and the cenotic diversity, H(y), as we have also assumed, as a hypothetical starting-point, that the highest degree of complexity of an ecological system will be observed when all the species occur in all cenotic levels with the same probability. Evidently, this complexity increases with the number of cenotic levels defined or taken into account.

This definition is similar to that of the joint information of the system when all their components are independent (SHANNON, 1949 ; MCGILL and QUASTLER, 1955 ; ATLAN, 1972), and in terms of ecological theory similar to that of global diversity for the same independent conditions (PIELOU, 1975). That is, the system is a noisy one, full of ambiguity. Its joint information, H(x,y), is then the sum of the amount of information sent by the source, H(x), and that received by the sink, H(y) :

$$H(x,y) = H(x) + H(y).$$

Then, we think that we can consider the species diversity as the « source » in the system, which corresponds to the total number of species, and their abundances, before they become distributed among the different cenotic levels. This is equivalent to the cenotic diversity, and in our view the resulting « sink ».

In general, the system is less noisy : their components are not all independent. However, some kind of ambiguity exists : equivocation represented by the mean level overlap or niche overlap, $H_y(x)$, and noise represented by the mean level span or niche width, $H_x(y)$ (SHANNON, 1949 ; PIELOU, 1975 ; PATIL and TAILLIE, 1979). The joint information or global diversity being then

$$H(x,y) = H(x) + H_x(y) \text{ or } H(x,y) = H(y) + H_y(x)$$

The noise-full system is then the system where

$$H_x(y) = H(y) \text{ and } H_y(x) = H(x)$$

But, if the system is noise-free, all the information sent is received as that

$$H_x(y) = H_y(x) = 0$$

Therefore, the joint information (global diversity) is equal either to the amount of information sent (species diversity) or to the amount of the information received (cenotic diversity) (SHANNON, 1949 ; PIELOU, 1977). That is

$$H(x,y) = H(x) = H(y).$$

That way, when the components of the system are independent, the complexity of the ecological system can be measured directly by the global diversity.

But, when the mean level overlap, or the mean level span, or both, are null, the global diversity is equal either to the species diversity, the cenotic diversity or both (CANCELA DA FONSECA, 1984). This measure of complexity is then ecologically unsatisfactory, as we can have for the same species richness and species diversity different ways in which the species are linked (FIGS. 3 and 4), or different habitats (cenotic levels) of the same ecological system occupied by them (TAB. II) (CANCELA DA FONSECA, 1984 ; BETSCH and CANCELA DA FONSECA, 1984). For that reason, to emphasize the differences, an empirical index of complexity was developed by CANCELA

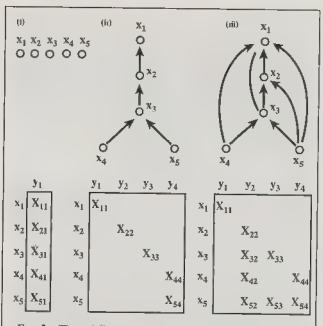
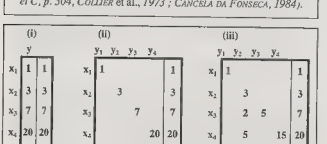


FIG. 2 – Three different systems of five species (x_i) and four cenotic levels (y_j). X_{ij} , number of individuals of each species present in each cenotic level, $i = 1, .. 5, j = 1, .. 4$. (Systems (ii) and (iii) adapted from fig. 11.5, B and C, p. 504, COLLIER *et al.*, 1973 ; CANCELA DA FONSECA, 1984).

Trois différent systèmes composés de cinq espèces (x_i) et de quatre niveaux cénotiques (y_j) X_{ij} , nombre d'individus de chaque espèce présents dans chaque niveau cénotique, $i = 1, 5$,$j=1, ... 4$. (Systèmes (ii) et (iii) adaptés de la fig. 11 5, B et C, p. 504, COLLIER et al., *1973 ; CANCELA DA FONSECA, 1984).*



(i)	(ii)	(iii)
H(x) = 1.25 nats	H(x) = 1.25 nats	H(x) = 1.25 nats
H(y) = 0	H(y) = 0.71 nats	H(y) = 1.01 nats
$H_x(y) = 0$	$H_x(y) = 0$	$H_x(y) = 0.59$ nats
$H_y(x) = 1.25$ nats	$H_y(x) = 0.54$ nats	$H_y(x) = 0.83$ nats
$H(x,y) = 1.25$ nats	$H(x,y) = 1.25$ nats	$H(x,y) = 1.84$ nats
C(H) = 1.25 nats	C(H) = 1.96 nats	C(H) = 2.26 nats
C = 1.25 nats	C = 0.69 nats	C = 2.62 nats

FIG. 3 Diversity and complexity indices corresponding to the systems of the FIG. 2. The number of individuals of each species is hypothetical, but increases from the higher level (y_1) to the lower level (y_4) according to an exponential of the type e^{α} ($e^0 = 1$, $e^1 = 3$, $e^2 = 7$, $e^3 = 20$) (CANCELA DA FONSECA, 1984)

Indices de diversité et de complexité correspondant aux systèmes de la FIG. 2 Le nombre d'individus appartenant à chaque espèce est hypothétique, mais s'accroît du niveau le plus haut (y_1) vers le niveau le plus bas (y_4) selon une exponentielle du type e^{α} ($e^0 = 1$, $e^1 = 3$, $e^2 = 7$, $e^3 = 20$). (CANCELA DA FONSECA, 1984)

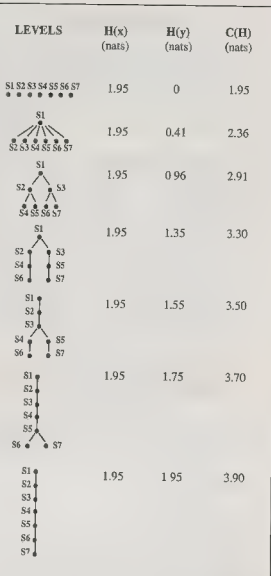


FIG. 4 Values of cenotic diversity and complexity for the same value of species diversity of a 7 species system according to the number of cenotic levels ; the population density of each species is equal to N/7, where there are N individuals in the community. H(x) : species diversity index . H(y, cenotic diversity index , C(H) complexity index. (Adapted from BETSCH and CANCELA DA FONSECA, 1984)

Valeurs de la diversité cénotique et de la complexité pour une même valeur de la diversité spécifique d'un système de 7 espèces, selon le nombre de niveaux cénotiques , la densité des populations de chaque espèce est égale à N/7 la communauté étant constituée par N individus H(x) . indice de diversité spécifique . H(y) indice de diversité cénotique . C(H) . indice de complexité (Adapté de BETSCH et CANCELA DA FONSECA, 1984).

TABLE I. – Equations of the population dynamics of three different systems

Equations de la dynamique de populations de trois systèmes différents

(i) $dX_i(t)/dt = a_i X_i(t)$

(ii) $dX_i(t)/dt = X_i(t)\left[a_i - \sum_{j=1}^{S} \gamma_{ij} Y_j(t)\right]$

$dY_i(t)/dt = Y_i(t)\left[-b_i + \sum_{j=1}^{S} \delta_{ij} X_j(t)\right]$

(iii) $dX_i(t)/dt = X_i(t)\left[a_i - \sum_{j=1}^{S} \alpha_{ij} X_j(t) - \sum_{j=1}^{S} \gamma_{ij} Y_j(t)\right]$

$dY_i(t)/dt = Y_i(t)\left[-b_i - \sum_{j=1}^{S} \beta_{ij} Y_j(t) + \sum_{j=1}^{S} \delta_{ij} X_j(t)\right]$

where,

$X_i(t)$, $X_j(t)$	is the population of the prey at time t
$Y_i(t)$, $Y_j(t)$	is the population of the predator at time t
a_i	is the birth rate of the prey
b_i	is the death rate of the predator
α_{ij}	is the prey competition coefficient
β_{ij}	is the predator competition coefficient
γ_{ij}	is the predation coefficient, prey losses
δ_{ij}	is the predation coefficient, predator gains

i, j = 1, 2, ... S species

TABLE II. – Complexity of an edaphic system and its sub-systems (Oribatid mites of an oak-alder forest ecosystem, Mt. Haruna, Japan. Data from AOKI, 1967)

Complexité d'un système édaphique et de ses sous-systèmes (Acariens Oribates d'un écosystème forestier (chêne et aulne), Mont Haruna, Japon. Données de AOKI, *1967)*

System / Sub-systems	Species No.	Cenotic levels No	H(x) nats	H(y) nats	C(H) nats
Global edaphic system	37	1	2.90	0	2.90
	37	4*	2.90	1.37	4.27
	37	16*	2.90	2.45	5.35
Soil	27	4*	2.56	1.25	3.81
Rotten wood	27	4*	2.26	1.03	3.29
Litter	16	4*	2.16	0.78	2.94
Other subsystems	10	4*	1.46	1.15	2.61

* Cenotic levels : Soil - Lower part of L-layer (moist leaves)
F-layer
Fine, dead roots in A-layer
A-layer (roots excluded)
Rotten wood - Upper side of a rotten wood
Central part of a rotten wood
Under side of a rotten wood
Surface soil under a rotten wood
Litter - Fallen twigs
Fresh, fallen leaves of oak
Fresh, fallen leaves of alder
Fallen cones of alder
Other subsystems - Mosses growing on
standing dead tree
Mosses growing on rocks
Fungus on lying dead tree
Loose bark of a dead tree

DA FONSECA (1984) as the sum of the global diversity plus the cenotic diversity of the system :

$$Hc = H(x,y) + H(y).$$

Nevertheless, this complexity index, Hc, can be empirically simplified in a more redundant way, though not loosing its attributed significance, as the actual sum of the information sent, the species diversity, H(x), and of the information received, the cenotic diversity, H(y) :

$$C(H) = H(x) + H(y)$$

which is equal to twice the global diversity minus the sum of the system ambiguities : the mean level overlap and the mean level span. That is :

$$C(H) = H(x) + H(y) = 2H(x,y) - [H_X(y) + H_Y(x)]$$

which is a generalization of the system with independent components.

Thus if

$$H_X(y) = H(y) \text{ and } r\, H_Y(x) = H(x)$$

then

$$C(H) = H(x) + H(y) = H(x,y).$$

And, if the components are totally dependent, i.e.

$$H_X(y) = H_Y(x) = 0$$

then

$$C(H) = H(x) + H(y) = 2H(x,y).$$

Although this measure of the system complexity is more empirical than the global diversity, it gives a more realistic estimation of the complexity of the systems for comparisons to be made (FIGS. 3 and 4 ; TAB. II).

Thus, consider a set of five species which interact, for instance, through three different systems (FIG. 2) : (i) the species behave independently from one another ; (ii) the

species interact as a predator-prey system ; and (iii) the species interact as a competitor-predator-prey system (CANCELA DA FONSECA, 1984).

Though the species richness and the species diversity of the three systems are the same, their complexities are different (FIG. 3) as well as their behaviour (*cf.* PIMM and LAWTON, 1977), which is also obvious from the system of equations defining them (VOLTERRA, 1926 ; MAY, 1974 ; VIEIRA DA SILVA, 1979) (TAB. I).

Another way to measure ecological complexity could be to measure the species diversity of every cenotic level and to sum them

$$C = \sum H(x)_{yj} \text{ , } j = 1,2, \ldots R$$

However, if in one or several cenotic levels the species diversity is, for instance, null, the complexity index can be smaller than that of the whole species occupying the same level [FIG. 3 (ii)].

COMPLEXITY AND SPATIAL DIVERSITY

The information and diversity concepts were also applied to the study of patterns of mosaics and of the complexity of landscape systems (PIELOU, 1975 ; BAUDRY and BAUDRY-BUREL, 1982 ; BAUDRY 1985 ; BAUDRY and BUREL, 1985).

PIELOU's (1975) approach to the patterns of mosaics was to sample the mosaic along a line transect laid across it at a sequence of x+1 points, and to record the class or space unit type (S) where each point falls. From the list of the different classes recorded, an « SxS » matrix of diagram frequencies can be constructed like the « rxc » occurrence matrix (FIG. 1) where the columns represente the classes j which succeed the classes i (rows). Thus, let

X_{ij} (i = j = 1,2, ... S)

be the observed frequency of the pairs of points, i.e. the frequency with which a point in class i is succeded by a point in class j , and

$$X = \sum_i \sum_j X_{ij}$$

be the total number of pairs of points. Then

$$X_{i\cdot} = \sum_j X_{ij}$$

is the total number of points (excluding the last) that fall in the class i ;

$p_{ij} = X_{ij} / X_{i\cdot}$,

for each class i, is the probability that a point in class i will be succeeded by a point in class j ; and

$P_i = X_{i\cdot} / X$

is the proportion of class i in the mosaic.

The class diversity of the mosaic (H' of PIELOU) is measured by

$$H(x) = - \sum_i P_i \log_e P_i$$

and the spatial diversity of the mosaic transect ($H'_{(1)}$ of PIELOU) by

$$H_x(y) = - \sum_i \sum_j P_i p_{ij} \log_e p_{ij}$$

which PIELOU (1975) considered « to be the most convenient expression to use as a measure of spatial diversity ».

The global diversity of the transect will be then :

$$H(x) + H_x(y) = - \sum_i \sum_j P_i p_{ij} \log_e P_i p_{ij}$$

$P_i p_{ij}$ being equal to $\pi_{ij} = X_{ij} / X$,

$H(x) + H_x(y) = H(x,y)$ as before.

BAUDRY and BAUDRY-BUREL (1982) utilized the same line transect method in landscape ecology studies, but arrived at the same conclusion by applying SHANNON's equation directly to the pairs of points. Thus,

$$H(x,y) = - \sum_i \sum_j \pi_{ij} \log_e \pi_{ij}$$

where $\pi_{ij} = X_{ij} / X$, is the probability that a point in class i will be succeeded by a point in class j all along the transect.

They called this global diversity index the complexity index of the landscape.

However, this way of treating a spatial transect line as a « species x resources » matrix is interesting but can induce in error : in general a mosaic has two dimensions.

BAUDRY (« *Ecological system and spatial structure : hedgerows landscape* », unpublished) considered the two dimensions of the space occupied by the landscape and analysed the landscape mosaic utilising cross-line transects.

The technique is the same as that used to analyse the line transects except that it takes pairs of points over the two dimensions as if they were along an only one line transect. The diversity-complexity equation is then

$$H_{IC} = - \sum_{(i,j)} p(i,j) \log_e p(i,j)$$

where p(i,j) = n(i,j)/M(N-1) is the probability that a point in a component i will be succeded in each transect by a point in the component j ; n(i,j) is the total number of a specific pairs of points ; N-1 is the number of pairs of points per transect ; and M is the number of transects (CANCELA DA FONSECA, 1990).

An overall landscape complexity analysis would be obtained by the correlation between the species diversity of the species present and the corresponding spatial diversity (BAUDRY and BAUDRY-BUREL, 1982). SCHEINER (1992) analyses landscape complexity through a new type of diversity, the pattern diversity which measures « the relative arrangement of subunits within an ecological unit ». He uses for this an affinity analysis method.

DISCUSSION AND CONCLUSION

In 1991 CANCELA DA FONSECA wrote : « Biological diversity is one of the main ecological questions of our times (WILSON, 1988), mainly in relation to « the necessary role of ecological science in the wise management of Earth's resources and maintenance of Earth's life support systems » (LUBCHENCO *et al.*, 1991). However, biological diversity is, in general, mainly taken in terms of global species richness rather than in terms of structure of biological species community, i.e. the integrative set « species richness-species equitability » (MAGURRAN, 1988 ; WILSON, 1988 ; WALKER, 1989). However, even the later definition of global species diversity does not consider the fact that these species can be part of a complex network of cenotic levels, as habitats, food webs or ecological niches, and of their patchily spatial distribution (spatial heterogeneity), i.e. of the ecological systems complexity (CANCELA DA FONSECA, 1984) ». But, the « IUBS-SCOPE-UNESCO program of research in biodiversity » enlarges yet its scope from genes to ecosystems in their relations to the global change (SOLBRIG, 1992 ; SOLBRIG *et al.*, 1992). To whatever extent, the measurement of this biodiversity and of its correlated complexity is always an important item to evaluate their evolution in space and time.

In any case, the ecological systems are both multivariate and hierarchical systems. Their ecological diversity cannot be only synonym of biological diversity in terms of species richness or diversity. So, there are a relatively wide range of types of ecological diversity : biological diversity, habitat diversity, pattern diversity, food web diversity... Nevertheless, the biological diversity is the most important, and goes from genes diversity to ecosystems diversity. At species level, it can be measured in different ways : number of species (species richness), number of species weighted by their relative abundances (species diversity), and number of species plus the distribution of their relative abundances among different cenotic levels (cenotic diversity), the same species being able, for instance, to be present in several habitats or be part of different food webs or functional groups. Guilds and functional groups of species, as redundant factors, increase intrinsically the complexity of the ecological systems as, e.g., these species were, are or can be in competition.

Thus, the measure of species richness alone is not enough to understand the complexity of the ecological systems, as to the same species richness can correspond different abundance structures (species diversity) and also different distributions of the species among the cenotic levels available (cenotic diversity). One way to measure this complexity is in terms of the SHANNON's equation as it was developed here : species diversity plus cenotic diversity.

Let us consider an example, the Oribatid mites community of an edaphic system of a Japanese oak-alder forest (AOKI, 1967 ; TAB. II, Annex). In the edaphic system studied by AOKI (sampled over a 10x10m quadrat), 37 Oribatid species were collected, the species diversity being then 2.90 nats (nat : name of the information unit when in the SHANNON's equation the natural logarithm is used ; MCINTOSH, 1967). However, these species were not present only in one of the subsystems composing the forest floor but living at the same time in several of them, as e.g. *Neoribates aurantiacus*. The subsystems or cenotic levels sampled were in number of sixteen, which can be classed into four categories : soil, rotten wood, litter, other subsystems (TAB. II). As a result, for the same number of species (37) the complexity of the edaphic system varies with the number of subsystems taken into account : 1, 4 or 16. Accordingly, if the forest floor is the sole cenotic level looked at, the complexity of the edaphic system can be measured only by its species diversity ($n = 1$: $C(H) = 2.90$ nats *versus* $H(x) = 2.90$ nats), but if, on the contrary, 4 or 16 cenotic levels are taken into account the degree of complexity differs, increasing with the values of the cenotic diversity ($n = 4$, $H(y) = 1.37$ nats : $C(H) = 4.27$ nats *versus* $H(x) = 2.90$ nats ; $n = 16$, $H(y) = 2.45$ nats : $C(H) = 5.35$ nats *versus* the same $H(x) = 2.90$ nats)

In conclusion, in any complex ecological system, complexity cannot be measured only by species diversity. Based on the ecological diversity concept the degree of complexity of the system can be evaluated by the estimation of a complexity index, which is equal to the sum of the species diversity and the cenotic diversity indices.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank Professor Jun-ichi AOKI (Yokohama National University, Japan) who allowed me to utilise his data on Oribatid mites, and Professor Patrick BLANDIN (Muséum National d'Histoire Naturelle, France), Dr. Egbert G. LEIGH, Jr. (Smithsonian Tropical Research Institute, U.S.A.) and Dr. Michael B. USHER (Scottish Natural Heritage, UK) for their several useful suggestions and for improving my english.

ANNEX

Density of Oribatid mite species of the edaphic system of an oak-alder forest. Mt. Havana, Jaraco. Number per 100 g of dry weight of sample material. A: Lower part of L layer (mostly fragmented); B: Upper part of L layer; C: Fine detritus mixed with humus; D: A-subdeff; E: Upper side of a rotten wood F: Central part of rotten wood G: Under-side of a rotten wood H: Surface soil under a rotten wood I: Fallen twigs J: Fresh fallen leaves of oak K: Fresh fallen leaves of alder L: Fallen cones of alder. M: Mosses growing on standing dead tree. N: Mosses growing on rocks. O: Fungus on lying dead tree P: Loose bark of a dead tree (From AOKI, 1967)

Species	Soil					Rotten wood					Litter					Other subsystems					TOT
	A	B	C	D	Tot	E	F	G	H	Tot	I	J	K	L	Tot	M	N	O	P	Tot	
Eohypochthonius gracilis (Jacot)	-	9	16	2	**27**				1	**1**				-	**0**	-	-	3	-	**3**	**31**
Hypochthonius rufulus C.L. Koch		-		1	**1**				1	**1**	-	-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**	**2**
Hypochthoniella minutissimus (Berl.)	-	4	6	2	**12**				6	**6**	-	-	-	-	**0**	-	-	-		**0**	**18**
Archoplophora rosalis (Will.)		8	64	4	**76**		-		2	**2**	-	-	-	-	**0**	-				**0**	**78**
Phthiracarus japonicus Aoki	2	-	-	-	**2**	3	10	7	-	**20**	4			46	**50**		-	-	-	**0**	**72**
Steganacarus striculus (C.L. Koch)		19			**19**	-	-	3	11	**14**	-	-	-	2	**2**					**0**	**35**
Rhysotritia ardua (C.L. Koch)	-	1	-	-	**1**	-	-	-	-	**0**					**0**	-	-	-	-	**0**	**1**
Platynothrus yamasakii Aoki		3		-	**3**	-	-	2	-	**2**	1	-	-	-	**1**					**0**	**6**
Neoliothrus sp.	-	1	-	-	**1**	-	-	-	-	**0**					**0**		-	-	-	**0**	**1**
Malaconothrus japonicus Aoki	-	6	6	2	**14**	-	-	-	-	**0**	9	-		8	**17**				-	**0**	**31**
Nanhermannia nana (Nic.)	-	1	-	-	**1**	-	-	-	-	**0**					**0**				-	**0**	**1**
Gymnodamaeus sp.	-	-	3	1	**4**	-	-	-	2	**2**					**0**	-	-	-	-	**1**	**7**
Damaeus sp.	22	2	-	-	**24**	-	-	3	4	**7**	1			22	**23**		-	-	-	**0**	**54**
Sadocepheus undulatus Aoki		2			**2**				1	**1**			-	-	**0**	-	-			**0**	**3**
Eremobelba japonica Aoki		7	10	3	**20**				3	**3**	-	-	-	-	**0**	-	-			**0**	**23**
Ceratoppia sp.	2	2	-		**4**				2	**2**	-	-	-	8	**8**	-	-			**0**	**14**
Cultroribula lata Aoki	-	-	3	1	**4**				7	**7**	-	-	-	-	**0**	-	-			**0**	**11**
Oppia nova (Oudms.)	-	2	3	1	**6**		15	18	27	**60**	-	-	-	-	**0**	-	5			**5**	**71**
Suctobelba singularis (Strenz.)	-	6	16	8	**30**	-			17	**17**					**0**	-	-	-		**0**	**47**
Eupelops acromios (Herm.)	5				**5**					**0**	4	3	2	10	**19**	-				**0**	**24**
Parachipteria distincta (Aoki)	-	4	-	-	**4**	-	-	-	1	**1**	2			16	**18**		138	-	-	**138**	**161**
Ceratozetes sp.		1	-	-	**1**	3	1	2	-	**6**					**0**	150	-	-	-	**150**	**157**
Pergalumna duplicata nipponica Aoki	59	11	-	-	**70**	-	-	6	-	**6**	1			46	**47**	-	4	-	-	**4**	**127**
Neoribates aurantiacus (Oudms.)	81	-	3		**84**				8	**8**	4	17	7	42	**70**	4	3	3		**10**	**172**
Oribatella sp.		3			**3**	3				**3**	4	-	-	-	**4**	-	-			**0**	**10**
Scheloribates sp.	7	2		2	**11**					**0**	6	-	-	-	**6**	-	2	37	20	**59**	**76**
Protoribates sp.	-	10	-	2	**12**				8	**8**					**0**	-	-	-	-	**0**	**20**
Phthiracarus sp.	-		-		**0**			2	1	**3**		-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**	**3**
Hermannella sp.	-	-	-	-	**0**	-	-		1	**1**		-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**	**1**
Sphodrocepheus nitratus Aoki	-	-	-	-	**0**		-		2	**2**	-	-		2	**2**	-	-	-	-	**0**	**4**
Hafenrefferia acuta Aoki					**0**			106	4	**110**	-	-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**	**110**
Carabodes romosus Aoki	-	-	-	-	**0**	-	-	3	1	**4**					**0**	-	-	-	-	**0**	**4**
Peloribates sp.					**0**		1			**1**	-	-	-	-	**0**	-				**0**	**1**
Camisia segnis (Herm.)	-	-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**	1			2	**3**		-	-	-	**0**	**3**
Cepheus cepheiformis (Nic.)	-	-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**	-	-		2	**2**			-	-	**0**	**2**
Tectocepheus velatus (Mich.)					**0**	-	-	-	-	**0**	1	-	-	-	**1**		17	3	-	**20**	**21**
Oribotritia sp.	-	-	-	-	**0**	-	-	-	-	**0**					**0**	-	-	3	-	**3**	**3**
Number of individuals	178	104	130	29	**441**	9	27	152	110	**298**	38	20	9	206	**273**	154	169	49	21	**393**	**1405**
Total number of species	7	21	10	12	**27**	3	4	10	21	**27**	12	2	2	12	**16**	2	6	5	2	**10**	**37**

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, T.F.H. & STARR, T.B., 1982.– *Hierarchy. Perspectives for ecological complexity.* University of Chicago Press, Chicago : 310 p.

ANDERSON, J.M., 1978.– Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Œcologia (Berl.)*, 32 : 341-348.

AOKI, J., 1967.– Microhabitats of Oribatid mites on a forest floor. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 10 : 133-138.

ATLAN, H., 1972. - *L'organisation biologique et la théorie de l'information.* Hermann, Paris : 300 p.

BAUDRY, J., 1985.– *Utilisation des concepts de « Landscape Ecology » pour l'analyse de l'espace rural. Utilisation des sols et bocage.* Thèse de Docteur ès Sciences, Université de Rennes I, Rennes : 495 p.

BAUDRY, J. & BAUDRY-BUREL, F., 1982.– La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Œcologica, Œcol Appl*, 3 : 177-190

BAUDRY, J. & BUREL, F., 1985.– Système écologique, espace et théorie de l'information. *In* : BERDULAY, V. & PHIPPS, M.(eds), *Paysage et système*. Editions de l'Université d'Ottawa, Ottawa : 87-102.

BETSCH, J.-M. & CANCELA DA FONSECA, J.P., 1984.– Species diversity in soil insects, micro-arthropods and macro-fauna. *Biol Internat , Special issue*, 6 : 30-44.

BLONDEL, J., 1979.– *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris : 173 p

BLONDEL, J. & CUVILLIER, R., 1977.– Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux : le statiscope. *Oikos*, 29 : 326-331.

BLONDEL, J., FERRY, C. & FROCHOT, B., 1973 – Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84

BONNER, J.T., 1988 – *The evolution of complexity by means of natural selection*. Princeton University Press, Princeton : 260 p.

BRILLOUIN, L., 1951a.– Maxwell's demon cannot operate : Information and entropy. I. *J Appl. Phys.*, 22 : 334-337.

BRILLOUIN, L., 1951b – Physical entropy and information. II. *J. Appl. Phys* , 22 : 338-343.

BRILLOUIN, L., 1959.– *La science et la théorie de l'information*. Masson, Paris : 302 p.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1984.– L'outil statistique en biologie du sol. VIII. Diversité et complexité dans les écosystèmes : réflexions sur leur valeur adaptative. *Rev. Ecol Biol Sol*, 21 : 299-327.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1990.– Quantitative analysis of landscape systems. *Bull. Soc. Géogr. Egypte*, 63 : 73-98

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1991.– Ecological diversity and ecological systems complexity : local or global approach? *Rev Ecol. Biol. Sol*, 28 : 51-66.

COLLIER, A.D., COX, G.W., JOHNSON, A.W. & MILLER, P.C., 1973.– *Dynamic Ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs : 563 p

COLWELL, R.K. & FUTUYMA, D.J., 1971.– On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 : 567-576.

di CASTRI, F. & YOUNES, T., 1990a.– Ecosystem function of biological diversity. *Biol. Internat , Special issue*, 22 : 20 p

di CASTRI, F. & YOUNES, T., 1990b.– Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. *Acta Œcol.*, 11 : 429-444.

ELTON, C.S., 1958.– *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London . 181 p. (CHAPMAN and HALL, 1977)

GILLER, P.S., 1984.– *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, London : 176 p

GODRON, M., 1966.– Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Œcol. Plant*, 1 . 187-197.

GOODMAN, D., 1975.– The theory of diversity-stability relationships in Ecology. *Quart. Rev Biol.*, 50 : 237-266.

KIKKAWA, J., 1986.– Complexity, diversity and stability. *In* : KIKKAWA, J. & ANDERSON, D.J. (eds), *Community ecology Pattern and process*. Blackwell, Oxford : 41-62.

KING, A.W. & PIMM, S.L., 1983.– Complexity, diversity and stability : a reconciliation of theoretical and empirical results. *Am Nat.*, 122 : 229-239.

LUBCHENKO, J., OLSON, A.M., BRUBAKER, L.B., CARPENTER, S.R., HOLLAND, M.M., HUBBELL, S.P., LEVIN, S.A., MacMAHON, J.A., MATSON, P.A., MELILLO, J.M., MOONEY, H.A., PETERSON, C.H., PULLIAM, H.R., REAL, L.A., REGAL, P.J. & RISSER, P.G., 1991.– The Sustainable Biosphere Initiative : an ecological research agenda. A Report from the Ecological Society of America. *Ecology*, 72 : 371-412

MacARTHUR, R.H., 1955.– Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36 : 533-536

MacARTHUR, R.H. & MacARTHUR, J.W., 1961.– On bird species diversity. *Ecology*, 42 : 594-598.

MacARTHUR, R.H., RECHER, H. & CODY, M., 1966.– On the relation between habitat selection and species diversity. *Am Nat.*, 100 : 319-332

McINTOSH, R.P., 1967.– An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48 : 392-404.

MAGURRAN, A.E., 1988.– *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London : 179 p.

MAY, R.M., 1974.– *Stability and complexity in model ecosystems*. 2nd edition. Princeton University Press, Princeton : 265 p.

MAY, R.M., 1984.– An overview : real and apparent patterns in community structure. *In* : STRONG Jr., D.R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L.G. & THISTLE, A.B. (eds), *Ecological communities Conceptual issues and the evidence* Princeton University Press, Princeton : 3-16.

Densité des espèces d'Acariens Oribates du système édaphique d'une forêt de chêne et de aulne du Mont Haruna, Japon. Nombres par 100 g de poids sec de matériel échantillonné - A Partie inférieur de la couche L. B Couche F. C Radicelles mortes dans la couche A. D Couche A (racines exclues) E Partie supérieure d'un tronc en décomposition F Partie centrale d'un tronc en décomposition G Partie inférieure d'un tronc en décomposition H Surface du sol sous un tronc en décomposition I Brindilles. J Feuilles mortes de chêne. K Feuilles mortes d'aulne. L Cônes d'aulne. M Mousses dans un arbre debout. N Mousses sur des rochers. O Champignons dans un arbre mort au sol. P Ecorce d'un arbre mort (D'après AOKI, 1967)

McGILL, W. & Quastler, H., 1955.– Standardized nomenclature : an attempt. *In* : QUASTLER, H. (ed), *Information Theory in Psychology*. Free Press, Glencoe : 83-92.

O'NEILL, R.V., DeANGELIS, D.L., WAIDE, J.B & ALLEN, T.F.H., 1986.– *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press, Princeton : 253 p.

PAINE, R.T, 1966.– Food web complexity and species diversity. *Am Nat.*, 100 : 65-75

PATIL, G.P & TAILLIE, C., 1979.– An overview of diversity. *In* : GRASSLE, J.F., PATIL, G.P., SMITH, W. & TAILLIE, C. (eds), *Ecological Diversity in Theory and Practice*. International Cooperative Publishing House, Fairland : 3-27.

PIELOU, E.C., 1972.– Niche width and niche overlap : a method for measuring them. *Ecology*, 53 : 687-692

PIELOU, E.C., 1975 – *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York : 165 p

PIELOU, E.C., 1977.– *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, New York : 385 p

PIMM, S.L., 1979.– Complexity and stability : another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, 33 : 351-357.

PIMM, S.L., 1982.– *Food webs*. Chapman and Hall, London : 219 p

PIMM, S.L. & LAWTON, J.H., 1977.– Number of trophic levels in ecological communities. *Nature, Lond.*, 268 : 329-331.

SCHEINER, S.M., 1992.– Measuring pattern diversity. *Ecology*, 73 : 1860-1867.

SHANNON, C.E., 1949.– The mathematical theory of communication. *In* : SHANNON, C.E. & WEAVER, W. (eds), *The Mathematical Theory of Communication*. The University of Illinois Press, Urbana . 29-125. (Illini Books, 1964).

SOLBRIG, O.T., 1991a.– Ecosystem complexity in time and space. *In* : SOLBRIG, O.T. & NICOLIS, G. (eds), *Perspectives on Biological Complexity*. International Union of Biological Sciences. Paris : 163-187.

SOLBRIG, O.T., 1991b. - *Biodiversity*. UNESCO, Paris. MAB Digest 9 : 77 p.

SOLBRIG, O.T., 1992.– The IUBS-SCOPE-UNESCO program of research in biodiversity. *Ecol Appl.*, 2 . 131-138

SOLBRIG, O.T. & NICOLIS, G., 1991.– Biology and complexity. *In* : SOLBRIG, O.T. & NICOLIS, G. (eds), *Perspectives on Biological Complexity*. International Union of Biological Sciences, Paris : 1-5

SOLBRIG, O.T., van EMDEN, H.M. & van OORDT, P.G.W.J., Eds., 1992.– *Biodiversity and Global Change*. International Union of Biological Sciences, Paris. IUBS Monograph 8 : 222 p.

VIEIRA DA SILVA, J., 1979.– *Introduction à la théorie écologique*. Masson, Paris : 112 p.

VOLTERRA, V., 1926.– Varazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accad. Naz Lincei*, (VI), 2 : 31-113 (*In* : CHAPMAN, R.N., *Animal Ecology*, 1931. McGraw-Hill, New York : 409-448).

WALKER, D , 1989 – Diversity and stability. *In* : CHERRETT, J.M. (ed), *Ecological concepts*. Blackwell, Oxford : 115-145

WHITTAKER, R.H., 1972.– Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251.

WILLIAMSON, M., 1972.– *The analysis of biological populations*. Edward Arnold, London : 180 p

WILSON, E.O , 1988 – *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC : 521 p

Bull. Ecol., t. 24 (1) 1993 : 41-51

ÉTUDE DES PEUPLEMENTS LOMBRICIENS ET DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES HUMUS DANS LA RÉSERVE BIOLOGIQUE DE LA TILLAIE

(Forêt domaniale de Fontainebleau, Ile-de-France)

Laurent DELHAYE et Jean-François PONGE

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

SUMMARY
(original scientific paper)

Study of earthworm communities and morphological features of humus in the biological reserve of la Tillaie (state forest of Fontainebleau, Ile-de-France

Humus and earthworm species were sampled in 30 points of an unexploited beech forest (La Tillaie, Fontainebleau, France), according to the distribution of geomorphological, pedological and sylvogenetical features. This stand was free of management practices for three centuries. The humus form is tightly connected to the distribution of the two main ecological categories of earthworm species (epigeic and endogeic), which is a well known result. More original is the respective influence of vegetation and geomorphology on the genesis of humus form which has been demonstrated here. The zone with a shallow sand cover (underlain by a continuous limestone table) bears mull humus forms (activity of endogeic species), with more surface-accumulated organic matter during the phase of intense growth of beech (pole stage), and with concomitent decrease in the density of endogeic species. The zone with a deep sand cover (podzols) unexpectedly bears humus forms which are intermediary between mull and moder (mull-like moder), with epigeic earthworm species. Moder to dysmoder humus forms were found only in the zone with a sandstone table near the soil surface (neopodzolic soils with temporary water-logging), with most distinct features (complete absence of earthworm species, H layer several cm thick) in the openings invaded by bracken fern, where regeneration of beech is absent. Thus less poor soils (leached soils on shallow sand cover) are more influenced by the sylvogenetical cycle of beech than other soil types, mainly through the action of vegetation upon soil animal communities.

KEY WORDS : Soil - Humus - Lumbricid worms - Unexploited forests - Fontainebleau - Forest dynamics - Geomorphology - Beech stand.

RÉSUMÉ
(travail original)

Un échantillonnage des humus et des peuplements de lombrics a été réalisé en 30 points de la réserve biologique de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau, Ile de France), traduisant la variété géomorphologique, pédologique et sylvogénétique de cette station qui est une hêtraie climacique hors gestion depuis 300 ans. La forme d'humus est en relation étroite avec la composition des peuplements lombriciens, notamment la répartition des deux categories écologiques principales, épigés et endogés, résultat déjà bien connu. L'originalité du présent travail est de montrer les influences respectives de la végétation et de la géomorphologie dans le déterminisme de la formation des humus. La zone d'épaisseur faible du sable de Fontainebleau (surplombant une dalle calcaire continue, porte des humus de forme mull (activité des espèces endogées), avec une accumulation de matière organique au sein de la litière pendant la phase de croissance intense du hêtre (perchis) associée à une régression des populations endogées. La zone d'épaisseur forte du sable de Fontainebleau (podzols) est associée, contrairement à notre attente, à des humus de forme intermédiaire entre mull et moder (moder mulleux) caractérisés par la présence d'espèces épigées. Les humus de forme moder à dysmoder sont associés à la zône d'affleurement des grès (sols neopodzoliques à hydromorphie temporaire), avec les caractères les plus tranchés (absence totale de vers, couche H épaisse de plusieurs cm) au niveau des clairières à fougère aigle où la régénération du hêtre est absente. C'est donc sur les sols les moins pauvres (sols lessivés sur couche mince de sable pur) que le cycle sylvogénétique du hêtre manifeste l'influence la plus notable sur les populations animales du sol et par voie de conséquence sur la forme d'humus.

MOTS CLÉS : Sol - Humus - Lombrics - Réserves biologiques - Fontainebleau - Dynamique forestière - Géomorphologie - Hêtraie

*Manuscrit reçu le 16 novembre 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 15 mars 1993.

INTRODUCTION

Un grand nombre de travaux scientifiques ont été effectués dans la réserve biologique de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau, Ile-de-France), en raison de l'ancienneté de l'abandon des pratiques sylvicoles qui date du XVII[e] siècle. Une synthèse des résultats obtenus dans le cadre du Programme Biologique International a été publiée par LEMÉE (1978) et un certain nombre d'études ont concerné la dynamique des humus forestiers (FAILLE, 1975a, b), mais aucune analyse d'ensemble n'avait porté sur les influences respectives de la végétation, de la géomorphologie et des populations lombriciennes sur la forme d'humus, dans cette même parcelle forestière.

Au cours du cycle sylvogénétique d'une essence climacique comme le hêtre les conditions locales du milieu varient. La quantité de lumière arrivant au sol n'est pas la même dans une clairière et dans une futaie, de même la quantité de pluies incidentes (PONTAILLER, 1979), les ressources trophiques et l'habitat des animaux du sol varient (DAVID *et al.*, 1991). Ces variations peuvent donc influencer les peuplements animaux et microbiens du sol et par là-même la forme d'humus (DUCHAUFOUR, 1968 ; TOUTAIN, 1981). Réciproquement, les variations de la forme d'humus peuvent influencer les conditions de régénération d'une essence comme le hêtre (WEISSEN, 1986). Une dynamique est donc ainsi générée, qui peut être étudiée par analyse synchronique (mise en évidence simultanée sur le terrain des différentes phases d'une série temporelle) à condition toutefois que d'autres facteurs, variables sur le terrain, n'entrent pas en interaction avec l'influence du temps. Parmi ceux-ci la géomorphologie, qui traduit à la fois les différences dues au relief et à la nature de la roche-mère, revêt une importance considérable. L'histoire du site (notamment celle de l'influence de l'homme) est un autre facteur déterminant (KOOP, 1989).

Nous avons choisi de travailler sur un groupe zoologique du sol possédant une importance particulière dans le déterminisme de la forme d'humus, les lombricides (vers de terre), déjà étudiés dans la parcelle de la Tillaie mais sur un échantillon limité (LEMÉE, 1978). La variété des conditions pédologiques et géomorphologiques régnant sur le site de la présente étude a été déjà décrite et cartographiée, ainsi que le couvert végétal (BOUCHON *et al.*, 1973). Les chablis et volis multiples de février 1990 ont accru l'hétérogénéité naturelle de ce site, introduisant de nouvelles ouvertures dans la canopée. Le facteur historique peut être considéré comme invariant à l'intérieur de la parcelle, en raison du laps de temps très grand intervenu depuis l'abandon de la gestion forestière et la position centrale de la Tillaie au sein de l'ensemble des séries artistiques de Fontainebleau. Il s'agissait auparavant d'une chênaie (JACQUIOT *et al.*, 1973).

DESCRIPTION DU SITE

La parcelle de la Tillaie est constituée par un plateau dont le substrat de surface est formé par des sables tertiaires de Fontainebleau (Stampien marin) soufflés et remaniés par les vents au quaternaire (limon des plateaux). Ce dépôt de sable très pur repose sur du calcaire d'Etampes (Stampien supérieur lacustre) et localement (après érosion du calcaire), directement sur les grès situés au sommet de la formation des sables de Fontainebleau (DENISOT, 1970).

Le peuplement ligneux est constitué principalement de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Le chêne sessile [*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.] et le frêne (*Fraxinus excelsior* L.) sont présents mais les individus sont isolés. Les clairières, et dans une moindre mesure le sous-bois de la futaie, sont le lieu de développement d'une flore herbacée et arbustive peu abondante mais cependant susceptible d'influencer localement l'évolution des humus (FAILLE, 1975a, b, 1977, 1980).

Trente stations ont été définies, en fonction des phases du cycle sylvogénétique du hêtre (chablis, gaulis, perchis, futaie) et des divers types de sol. La nomenclature d'OLDEMAN (1990) décrivant les différentes phases du cycle forestier a été suivie. Les clairières récentes sans végétation nouvelle représentent l'événement-zéro, celles plus anciennes où une régénération dense a pris place correspondent à la phase d'innovation, les gaulis et perchis (arbres en phase de croissance et de concurrence intense âgés de 20 à 50 ans) à la phase d'agradation, la futaie mature (arbres ayant cessé leur croissance et n'entrant plus en concurrence mutuelle) à la phase biostatique et la futaie vieillie à la phase de dégradation, précédant un nouvel événement-zéro (chablis ou volis généralement multiple). Les clairières envahies par la fougère aigle (où aucune régénération n'intervient) correspondent à un stade d'écroulement de la forêt. Les clairières présentant une refermeture par la voûte appartiennent à la phase biostatique (cicatrisation sans régénération) mais ont été traitées comme une catégorie à part en raison de la pauvreté des apports en litière. Des cas particuliers ont été traités, comme les chênes isolés (dépérissants) et les chênes morts sur pied avec refermeture de la voûte par les hêtres.

Huit types de sols sont présents dans la parcelle de la Tillaie, d'après BOUCHON *et al.* (1973). La carte des sols réalisée par ces auteurs a été utilisée mais, pour les besoins de l'analyse, ils ont été regroupés en 3 catégories :

- sols lessivés- sols néopodzoliques- sols podzoliques et podzols.

Les caractéristiques de ces sols ont été présentées par ROBIN (1970). On notera leur particulière pauvreté en argile au niveau des horizons A, en raison de la quasi-absence d'argile dans la roche-mère : 3 % dans les sols lessivés, 1 % dans les sols néopodzoliques, 0 % dans les podzols. Il existe une relation étroite entre la répartition

des différents types de sol et la géomorphologie. La majorité de la surface du plateau (partie basse) est occupée par une mosaïque complexe formée de toutes les catégories (à l'exception toutefois des podzols) où dominent largement les sols lessivés. Sur les sables stampiens épais (butte) on trouve uniquement des podzols bordés de sols podzoliques. Sur les sables reposant sur les grès on trouve en très grande majorité des sols néopodzoliques. En fait, comme on le verra par la suite, il aurait été nécessaire de faire intervenir d'autres critères pour caractériser les sols néopodzoliques correspondant à la zone sur grès, notamment le degré d'hydromorphie.

Les caractéristiques climatiques sont celles de la forêt de Fontainebleau. Elles ont été présentées par LEMÉE (1978). Les précipitations annuelles moyennes sont de 700 mm et la température moyenne annuelle de 10 °C.

MÉTHODOLOGIE

Les observations et mesures ont été effectuées en avril 1992.

CARACTÉRISATION MORPHOLOGIQUE DES HUMUS

Sur chacune des 30 stations, trois profils ont été observés, sur une profondeur d'environ 15 cm. L'épaisseur des couches de l'horizon A0 (L, F et H) ont été mesurées, ainsi que celle de l'horizon A1. La couleur de ce dernier horizon a été caractérisée, à 3 profondeurs différentes (3, 6 et 9 cm, à partir de la limite inférieure de l'horizon A0), à l'aide du code de couleurs de Munsell. La présence de pourritures blanches au sein de la litière a été notée.

ÉCHANTILLONNAGE DES LOMBRICS

La méthode utilisée est l'extraction au formol ou méthode éthologique (BOUCHE, 1969). Sur chaque station six quadrats d'1/4 m² ont été délimités et arrosés à l'aide d'une solution d'eau formolée à des concentrations croissantes de 1, 2 puis 3 g/l (10' d'intervalle entre chaque arrosage) après décapage de la litière et tri manuel des vers déjà présents en surface, soit sur une surface totale de 1.5 m². Les vers sont ramassés et fixés dans le formol pur (solution du commerce à 37 %). La nature sableuse du substrat facilite la descente de l'eau formolée et la remontée des vers, le tri manuel après bêchage n'est donc pas nécessaire, comme cela a pu être vérifié sur les premières stations.

TABLEAU I.– Espèces de lombrics présentes dans les 30 relevés analysés

Espèces épigées :

DO *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)
DP *Dendrobaena pygmaea* (Savigny, 1826)
DR *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1826)
LC *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826)
EF *Eisenia fetida* (Savigny, 1826)
EE *Lumbricus eiseni* Levinsen, 1884

Espèces endogées :

AC *Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826)
LT *Lumbricus terrestris* Linné, 1758
NC *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826)
NL *Aporrectodea longa* (Ude, 1885)
OC *Octolasion cyaneum* (Savigny, 1826)

TABLEAU II.– Liste des variables principales analysées (14 X 2 = 28)

L^+, L^-	épaisseur de la couche L forte, faible en cm
F^+, F^-	épaisseur de la couche F forte, faible en cm
H^+, H^-	épaisseur de la couche H forte, faible en cm
$A1^+$, $A1^-$	épaisseur de l'horizon A1 forte, faible en cm
P^+, P^-	présence, absence de pourritures blanches codée en 1, 0
co_3^+, co_3^-	couleur à 3 cm selon échelle de Munsell (les valeurs fortes (+) correspondant à une couleur tirant sur le jaune, les valeurs faibles (-) à une couleur tirant sur le rouge)
va_3^+, va_3^-	valeur à 3 cm selon échelle de Munsell, les valeurs fortes (+) correspondant à une teinte claire, les valeurs faibles (-) à une teinte foncée
ch_3^+, ch_3^-	chroma à 3 cm selon échelle de Munsell, les valeurs fortes (+) correspondant à une couleur vive, les valeurs faibles (-) correspondant à une couleur terne
co_6^+, co_6^-	couleur à 6 cm, mêmes remarques que ci-dessus
va_6^+, va_6^-	valeur à 6 cm, mêmes remarques que ci-dessus
ch_6^+, ch_6^-	chroma à 6 cm, mêmes remarques que ci-dessus
co_9^+, co_9^-	couleur à 9 cm, mêmes remarques que ci-dessus
va_9^+, va_9^-	valeur à 9 cm, mêmes remarques que ci-dessus
ch_9^+, ch_9^-	chroma à 9 cm, mêmes remarques que ci-dessus

IDENTIFICATION DES LOMBRICS

L'identification à l'espèce a été faite d'après les clés de détermination de BOUCHE (1972) et SIMS & GÉRARD (1985). La nomenclature retenue est celle de SIMS et GÉRARD (1985). Le tableau I indique les codes et la nomenclature des espèces présentes, classées selon deux catégories écologiques : épigés et endogés. Cette dernière catégorie regroupe les endogés et anéciques au sens de BOUCHE (1972).

MÉTHODES STATISTIQUES

L'analyse des correspondances (LEBART *et al.*, 1979) a été réalisée sur l'ensemble des humus observés (3 par station soit 90 au total), avec 14 variables analysées (TAB. II). Ces variables ont été dédoublées après centrage des moyennes à 10 et réduction de la variance à 1, en raison de l'hétérogénéité des échelles de mesure. De cette façon les coordonnées factorielles s'interprètent directement en termes de contribution aux axes (GREENACRE, 1984). Le nombre total de variables entrées dans l'analyse est donc

28. Des analyses partielles ont été réalisées sur chacun des trois principaux types de sols, soit avec 30 relevés à chaque fois (chaque catégorie de sol est représentée par 10 stations). Les données relatives à la faune lombricienne, à la végétation, au type de sol et à la géomorphologie (TAB. III) servent à expliquer les variations constatées au niveau des humus et ont été placées en variables supplémentaires. Elles ont subi les mêmes transformations que les variables principales.

TABLEAU III.– Liste des variables supplémentaires (45)

Espèces végétales :

ana *Anagallis arvensis* L.
ann *Anemone nemorosa* L.
brs *Brachypodum silvaticum* Roem. et S.
cas *Carex silvatica* Huds.
com *Convallaria maialis* L.
def *Deschampsia flexuosa* Griseb.
eua *Euphorbia amygdaloides* L.
fai fanée
feh *Festuca heterophylla* Lamk.
heh *Hedera helix* L.
ila *Ilex aquifolium* L.
jhe jeune hêtre
leg *Leucobryum glaucum* Hpe.
leh *Leontodon hispidus* L.
lop *Lonicera periclymenum* L.
luf *Luzula forsteri* DC.
meu *Melica uniflora* Retz
moc *Molinia caerulea* Moench.
nap *Narcissus pseudo narcissus* L.
phd *Phytolacca decandra* L.
pof *Polytrichum formosum* Hedw
pom *Polygonatum multiflorum* All.
pta *Pteridium aquilinum* L.
rua *Ruscus aculeatus* L.
rus *Rubus spp.*
sch semis de chêne sessile
scn *Scrofularia nodosa* L.
sfr semis de frêne
she semus de hêtre
tes *Teucrium scorodonia* L.
urd *Urtica dioica* L.
vec *Veronica chamaedrys* L.
vis *Viola rivimana* Reich

Phases du cycle sylvogénétique

AGG agradation
BIO biostatique
CFA clairière à fougère aigle
CHM chablis avec marcottage des arbres déracinés
CIH chêne isolé en hêtraie
CMA chêne mort, fermeture par régénération de hêtre
C2 événement-zéro (chablis 1990)
C10 innovation (chablis 10 ans)
C15 innovation (chablis 15 ans)
FPV fermeture par la voûte

Géomorphologie

BUT butte
GRE grès

Espèces de lombrics (effectifs) : voir TAB. I

Une analyse de variance à un facteur a été utilisée pour tester l'influence du type de sol sur les caractéristiques morphologiques des humus. Le paramètre statistique utilisé pour les tests est le rapport F de Student (SOKAL & ROHLF, 1969). Le seuil de rejet de l'hypothèse nulle [P(F > Fthéor.)] a été fixé à 5 %.

Le calcul du Chi² a été utilisé pour tester l'indépendance de variables qualitatives (fréquences d'occurrence d'événements aléatoires). Le seuil de rejet de l'hypothèse nulle [P(Chi-² > Chi-² théor.)] a été fixé à 5 %.

RÉSULTATS

INFLUENCE DU PEUPLEMENT LOMBRICIEN, DU TYPE DE SOL ET DE LA GÉOMORPHOLOGIE SUR LES CARACTÉRISTIQUES MACROMORPHOLOGIQUES DES HUMUS

L'analyse multivariée fait apparaître dans le plan des axes 1 et 2 trois branches correspondant aux trois principaux types de sol présents dans la parcelle étudiée (FIG. 1). L'axe 1 sépare les sols ayant subi un lessivage seul des sols ayant subi une podzolisation. L'axe 2 oppose deux substrats distincts sur lesquels s'est faite cette podzolisation : grès (GRE) et sables stampiens épais (BUT).

Les humus sur sols lessivés sont caractérisés par un horizon A1 peu épais (A1), clair (va⁺ aux 3 profondeurs), coloré (ch⁺ aux 3 profondeurs) et tirant sur le jaune (co⁺ aux 3 profondeurs), traduisant ainsi la brunification et la minéralisation rapide de la matière organique. La couche H est absente (H).

Les humus sur sols podzoliques et podzols sont caractérisés par un horizon A1 épais (A1⁺), sombre (va⁻ aux 3 profondeurs) et peu coloré (ch aux 3 profondeurs), mais tirant également sur le jaune (co+ aux 3 profondeurs), traduisant ainsi la brunification mais la faible minéralisation de la matière organique. La couche H est absente (H⁺).

Les humus sur sols néopodzoliques sont caractérisés par une couleur tirant sur le rouge au niveau de l'horizon A1 (co⁻ aux 3 profondeurs), qui est peu épais (A1), clair (va⁺ aux 3 profondeurs) et coloré (ch⁺ aux 3 profondeurs). La couche H est épaisse (H⁺). Ces caractères traduisent une mauvaise incorporation de la matière organique (accumulation en surface) et une mobilisation du fer importante. Ils sont plus particulièrement marqués au niveau des clairières à fougère aigle, présentes seulement sur ce type de substrat.

TABLEAU IV.– Analyse de variance. Effets du type de sol sur 14 caractères macromorphologiques des humus.

Variable	F	P(F > Fobs.)	LESSIVÉS	NÉOPODZ.	PODZOLS
co3	6.77	0.002**	10.00a	8.50b	9.50a
va3	9 95	0.002**	4.07a	3.68a	3.00b
ch3	23.81	0.0000***	1.87a	1.20b	1.07b
co6	5.65	0.0051**	10.00a	8.58b	9.50a
va6	5.97	0.0039**	4.60a	4.42a	3.87b
ch6	11.56	0.0001***	2.10a	1.67b	1.27c
co9	8.45	0.0005***	10.00a	8.42b	9.67a
va9	1.27	0.29NS	5.00	5.27	4.87
ch9	11.74	0 0000***	2.57a	2.63a	1 77b
A1	8.87	0 0004***	7.12a	5.77b	8.27a
L	0.76	0.48NS	1.67	1.56	1.92
F	6.52	0.0025**	1.05b	1.61a	2.05a
H	15.50	0.0000***	0.02b	0.35a	0.03b
P	0.00	0.99NS	0.6	0.6	0.6

*Nota : NS = non significatif ; ** = très significatif ; *** = hautement significatif ; les lettres placées à la suite d'une valeur indiquent l'appartenance à un groupe homogène (test de Newman-Keuls). Unités cf. tableau II.*

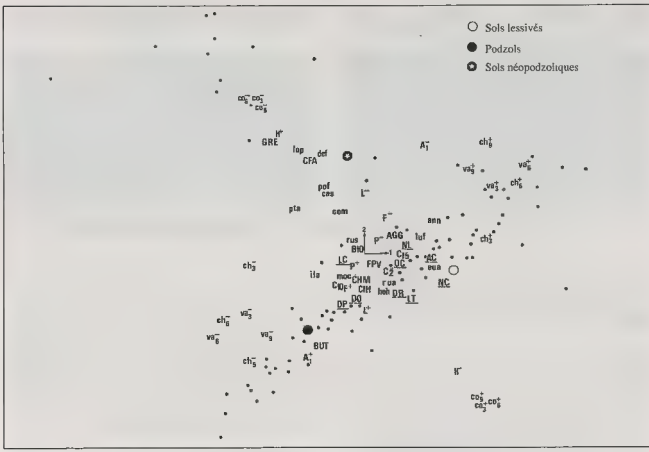


FIG. 1.– Analyse des correspondances totale, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

D'après l'analyse de variance portant sur l'effet du facteur type de sol sur les caractéristiques macromorphologiques des humus (TAB. IV) on note que l'épaisseur de la couche L ne varie pas significativement. La couche F est plus épaisse sur sols néopodzoliques (X 1.5) et sur podzols (X 2) que sur sols lessivés.

L'horizon A1 est épais à la fois sur podzols et sols lessivés, mince sur sols néopodzoliques, résultat différent de l'analyse multivariée (FIG. 1). On remarquera toutefois l'étalement des points correspondant aux relevés effectués sur sols lessivés, manifesté par la position du point caractéristique de ce groupe (en variable supplémentaire) qui n'est pas tout à fait dans l'axe de la branche correspondant aux sols lessivés. Il y a donc probablement une forte variation à l'intérieur de ce groupe concernant la profondeur de l'horizon A1 (voir plus loin l'influence du cycle sylvogénétique).

Il y a dépendance des catégories écologiques de lombrics vis-à-vis du type de sol, ce que confirme l'analyse de variance (TAB. V). Les vers endogés (*sensu lato*) sont surtout présents dans les sols lessivés, où ils forment l'essentiel du peuplement, tant en biomasse qu'en effectifs. Les vers épigés sont abondants partout, mais constituent la quasi-totalité du peuplement dans les sols néopodzoliques et les podzols. On notera que, là encore, les sols néopodzoliques ne sont pas intermédiaires entre les sols lessivés et les sols podzoliques, en raison de leur particulière pauvreté en vers.

L'analyse des modifications du peuplement de lombrics peut être réalisée au niveau spécifique. L'analyse multivariée (FIG. 1) et le test de Chi-^{2} (TAB. VI) montrent que, au sein du groupe des épigés, les espèces *Dendrobaena octaedra* (DO) et *Dendrobaena pygmaea* (DP) sont moins abondamment représentées dans les sols lessivés que dans les podzols, sols podzoliques et néopodzoliques, la seconde espèce étant particulièrement caractéristique des podzols et sols podzoliques. Les espèces endogées *Allolobophora chlorotica* (AC), *Aporrectodea caliginosa* (NC), *Aporrectodea longa* (NL) sont particulièrement caractéristiques des sols lessivés par rapport aux deux autres catégories, les effectifs de *Octolasion cyaneum* (OC) étant trop faibles pour que l'on puisse conclure quant à sa répartition dans les trois types de sol. L'originalité de *Lumbricus terrestris*, espèce endogée sensu lato, est à signaler, puisqu'on la retrouve assez abondamment dans les podzols et sols podzoliques, traduisant ainsi la grande capacité d'adaptation de cette espèce. Les sols néopodzoliques en sont cependant pratiquement dépourvus.

TABLEAU V.– Analyse de variance. Effets du type de sol sur les effectifs et biomasses totaux des deux principales catégories écologiques de lombrics. Unités = nombre d'individus/m² et g/m²

VARIABLE	F	P(F>Fobs.)	LESS.	NEO.	PODZ.
Épigés (effectifs)	0.89	0.42NS	13.90	14.07	19 40
Épigés (biomasses)	1.76	0 19NS	2.28	1.15	1 76
Endogés (effectifs)	6.59	0.0047*	13.67a	1.80b	3.40b
Endogés (biomasses)	6.12	0 0063**	4.33a	0.51b	1.56b

*Nota : NS = non significatif , ** = très significatif , *** = hautement significatif ; les lettres placées à la suite d'une valeur indiquent l'appartenance à un groupe homogène (test de Newman-Keuls). Unités cf. TAB. II*

TABLEAU VI.– Test de Chi². Dépendance des effectifs des différentes espèces de lombrics vis-à-vis du type de sol (codes *cf.* TAB. I).

	AC	DO	DP	DR	LC	LT	NC	NL	OC	EF	EE
LESS.	27⁺⁺	15⁻⁻	12⁻⁻	53⁻	112⁻	44⁻	119⁺⁺	29⁻	3⁺⁺	0	0
NEOPODZ.	1⁻⁻	34⁺	19⁻	64⁺	98	8⁻⁻	18⁻⁻	0⁻⁻	0⁻⁻	1	1
PODZ.	0⁻⁻	40⁺	32⁻⁻	56	163⁺	23	26⁻⁻	2⁻⁻	0⁻⁻	0	0

Nota : Chi-² = 233.7, ddl = 20, P(Chi-² > Chi-² obs.) < 0.0001
'-' = valeur supérieure/inférieure à la valeur théorique
'+' = valeur très supérieure/inférieure à la valeur théorique

La connaissance des caractères macromorphologiques et biologiques des humus étudiés permet de préciser leur nomenclature, selon la clé de détermination de DELECOUR (1980).

Les humus sur grès (sols néopodzoliques) sont caractérisés par des couches F et H épaisses, un horizon A1 peu profond et de couleur rougeâtre, avec seulement quelques espèces de vers épigés. La forme d'humus est un dysmoder, particulièrement représenté au niveau des clairières à fougère aigle. La couleur rougeâtre de l'horizon A indique une hydromorphie temporaire (mobilisation du fer), due à la présence d'une table gréseuse à faible profondeur.

Les humus sur sables stampiens épais (podzols et sols podzoliques) sont caractérisés par l'absence de couche H, malgré une couche F épaisse, un horizon A1 épais et jaunâtre, la présence de vers épigés abondants et de quelques espèces endogées. La forme d'humus est un moder mulleux.

Les humus sur sables stampiens peu épais reposant sur calcaire (sols lessivés) correspondent à un mull acide : absence de couche H, couche F présente mais peu épaisse, abondance de vers endogés.

Les espèces végétales présentent une répartition différenciée (FIG. 1). On notera par exemple l'association de l'anémone des bois (*Anemone nemorosa*) avec les mulls des sols lessivés et celle du houx (*Ilex aquifolium*) avec les moders mulleux des podzols et sols podzoliques. La présence de la fougère aigle (*Pteridium aquifolium*) sur les dysmoders des grès est à noter, accompagnée d'un certain nombre d'espèces très acidophiles (*Lonicera periclymenum, Deschampsia flexuosa, Polytrichum formosum*). Ceci confirme ce que l'on connaît de l'écologie de ces espèces (BOURNERIAS, 1979 ; RAMEAU *et al.*, 1989), en particulier la préférence de l'anémone pour les humus doux, le caractère acido-tolérant du houx et le caractère acidophile strict de la fougère aigle, du chèvrefeuille des bois, de la canche flexueuse et du polytric élégant.

Les phases du cycle sylvogénétique du hêtre n'apparaissent pas jouer un rôle marqué face aux variations importantes de la forme d'humus déterminées par la géomorphologie. Seules les clairières à fougère aigle se distinguent, en raison de leur inféodation aux grès. En outre, on peut dire que l'influence de la sylvogénèse n'est pas spécifique par rapport à la géomorphologie puisqu'elle n'apparaît pas le long d'autres axes factoriels de rang moindre. C'est pourquoi des analyses partielles ont été effectuées sur chacun des trois types de sols présents dans la station étudiée.

ÉTUDE DES HUMUS SUR SOLS LESSIVÉS

L'analyse multivariée (FIG. 2) montre que la phase d'agradation (AGG) est caractérisée par des couches L et F épaisses, une couche H parfois présente et un horizon A1 mince, (coloration foncée en surface, claire en profondeur). La phase biostatique (BIO) est caractérisée par des couches L et F minces, l'absence de couche H et un horizon A1 épais, de coloration plus uniforme. L'analyse de variance (TAB. VII) montre que l'épaisseur de l'horizon A1 et de la couche L sont des critères de séparation de ces phases. L'épaisseur de l'horizon A1 et sa coloration uni-

TABLEAU VII – Analyse de variance. Variations de quelques caractères macromorphologiques des humus au cours du cycle sylvogénétique % sur sols lessivés (unités en cm)

	F	P(F>Fobs.)	BIOSTATIQUE	AGRADATION
L	18.85	0 0015**	1.21b	2.67a
F	2.50	0.14NS	0.38	0 82
H	4.00	0.07NS	0.00	0.07
A1	23.58	0.0007***	11.58a	5.67b

*Nota : NS = non significatif ; ** = très significatif ; *** = hautement significatif ; les lettres placées à la suite d'une valeur indiquent l'appartenance à un groupe homogène (test de Newman-Keuls). Unités cf. TAB. II*

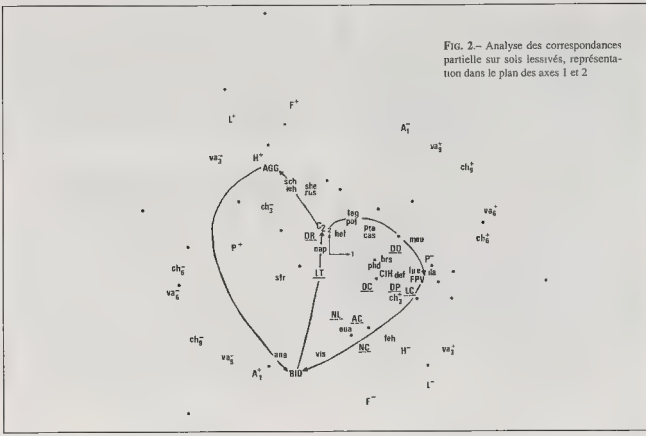


FIG. 2.– Analyse des correspondances partielle sur sols lessivés, représentation dans le plan des axes 1 et 2

forme, ainsi que l'absence de couche H, indiquent une meilleure incorporation de la litière. Si l'on relie par des flèches les phases du cycle sylvogénétique, on observe deux boucles, avec une évolution distincte des humus selon que les clairières se referment par la voûte ou bien à la suite d'un processus de régénération (FIG. 2). La fermeture par la voûte (FPV) se caractérise par l'absence de couche H, des couches L et F minces (caractères de la phase biostatique) et surtout par l'absence de pourritures blanches, une couleur très claire de l'horizon A1 qui est peu épais. Ces caractères différentiels sont à mettre en rapport avec la faiblesse des apports de litière au sol. Les chênes isolés en hêtraie (CIH) se rapprochent beaucoup de cette catégorie (il s'agit toujours de chênes dépérissants).

Les résultats de l'analyse multivariée (FIG. 2) et les tests de Chi-² réalisés sur la répartition des espèces de lombrics (TAB. VIII) montrent une évolution du peuplement de vers de terre au cours de la croissance des peuplements naturels de hêtre. La phase d'agradation est caractérisée par l'abondance des espèces épigées *Dendrodrilus rubidus* (DR) et *Lumbricus castaneus* (LC) et la faiblesse des effectifs des espèces endogées *Allolobophora chlorotica* (AC) et *Aporrectodea longa* (NL). On remarquera l'abondance de *Lumbricus terrestris* (LT) au cours de cette phase, qui traduit là encore la grande résistance de cette espèce. Les clairières refermées par la voûte abritent essentiellement des

TABLEAU VIII – Test de Chi². Dépendance des effectifs des différentes espèces de lombrics vis à vis des phases de croissance du hêtre sur sols lessivés (codes *cf.* TAB. I).

	AC	DO	DP	DR	LC	LT	NC	NL
BIOSTATIQUE	11*	1	1	9	22	10	30	24**
AGRADATION	5	2	1	20	30*	18*	27	2

Nota : Chi-² = 29.01, ddl = 7, P(Chi-² > Chi-² obs) < 0.001
** = valeur supérieure/inférieure à la valeur théorique*
*** = valeur très supérieure/inférieure à la valeur théorique*

espèces épigées (LC, DP, DO). On remarquera que sur ces sites, la matière organique est essentiellement localisée en surface, au sein de la litière peu épaisse.

ÉTUDE DES HUMUS SUR PODZOLS ET SOLS PODZOLIQUES

L'analyse des correspondances effectuée sur cette catégorie de sols (FIG. 3) montre bien l'influence déterminante de la géomorphologie sur les humus, puisque l'on retrouve des sols podzoliques à la fois sur la butte de sables épais (BUT) et sur les grès (GRE). Trois branches sont isolées par l'analyse au sein de cet ensemble qui, bien

qu'homogène sur le plan pédologique (du moins d'après la carte de BOUCHON *et al.*, 1973), est hétérogène sur le plan du fonctionnement des humus.

Les sols podzoliques sur grès (il n'y a pas de podzols dans cette zone, en raison du mauvais drainage) sont caractérisés par une couche H et une coloration de l'horizon A1 tirant sur le rouge (comme les sols néopodzoliques sur cette même formation), ces caractères étant particulièrement bien marqués au niveau des clairières à fougère aigle (CFA).

Les podzols et sols podzoliques présents sur la butte de sables épais ont un horizon A1 dont la couleur tire sur le jaune et pas de couche H. Au sein de ce groupe la phase biostatique est caractérisée par un horizon A1 mince, clair et coloré. L'incorporation de matière organique est donc faible et superficielle. Les chênes isolés en hêtraie (CIH) et les clairières refermées par la voûte (FPV) présentent, comme précédemment, des caractéristiques communes mais différentes de ce que l'on observe sur sols lessivés : horizon A1 épais, sombre et peu coloré. A l'exception de ces trois cas, les phases du cycle sylvogénétique du hêtre n'apparaissent pas avoir une influence déterminante sur les caractéristiques des humus.

L'étude de la distribution des espèces de lombrics (FIG. 3) montre une quasi-absence de toutes les espèces de vers de terre dans la zone sur grès, il s'agit donc bien encore d'une influence prépondérante de la géomorphologie par rapport aux types de sol établis par BOUCHON *et al.* (1973). La plupart des espèces sont associées aux peuplements denses de hêtre : biostatique (BIO), agradation (AGR), régénérations de hêtre à l'emplacement de chênes morts (CMA).

ÉTUDE DES HUMUS SUR SOLS NÉOPODZOLIQUES

Dans le plan des deux premiers axes de l'analyse multivariée (FIG. 4) l'influence du grès (GRE) se manifeste également par une couleur tirant sur le rouge (co aux 3 niveaux) et une couche H épaisse, ces caractères étant particulièrement marqués au niveau des clairières à fougère aigle (CFA). Comme dans le cas des sols lessivés (FIG. 2) le cycle sylvogénétique du hêtre apparaît, selon la série biostatique (BIO) -> chablis de 2 ans (C_2) -> chablis de 15 ans (C_{15}) -> agradation -> retour au biostatique. L'opposition la plus marquée est entre la phase

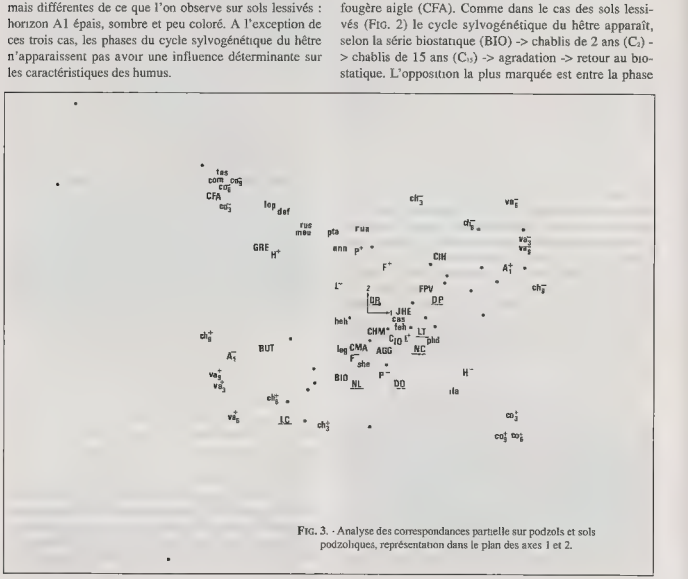


FIG. 3. - Analyse des correspondances partielle sur podzols et sols podzoliques, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

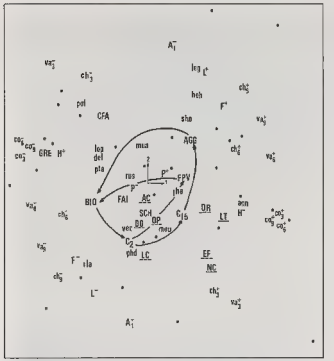


FIG. 4.– Analyse des correspondances partielle sur sols néopodzoliques, représentation dans le plan des axes 1 et 2.

biostatique, caractérisée par un horizon A1 épais, des couches L et F minces, et la phase d'agradation, présentant des caractères opposés. Ces mêmes différences ont été observées sur sols lessivés. En fait, là encore, la géomorphologie prime sur le type de sol dans le déterminisme de la forme d'humus, car les phénomènes liés au cycle sylvogénétique décrits ci-dessus ne sont observables que dans la zone de sables stampiens minces reposant sur calcaire, la régénération par clairière étant absente de la zone gréseuse (la fougère aigle s'installe avant le hêtre au niveau des clairières).

Les peuplements lombriciens sont représentés essentiellement par des espèces épigées, essentiellement associées aux chablis de 2 et surtout 15 ans (FIG. 4).

DISCUSSION

Trois formes d'humus ont été observées dans la parcelle de la Tillaie : mull, moder mulleux, dysmoder. Elles correspondent à trois modes de fonctionnement et sont, statistiquement, associées respectivement aux sols lessivés, aux podzols et sols podzoliques et enfin aux sols néopodzoliques. Mais la prise en compte de la géomorphologie montre que le déterminisme de la formation des dysmoders est essentiellement lié à la présence d'une table gréseuse à faible profondeur, peut-être en raison de l'engorgement du sol en période hivernale et printanière. Bien qu'aucune mare n'existe dans la parcelle étudiée, la présence de molinie (*Molinia caerulea*) peut indiquer une hydromorphie temporaire proche de la surface (BECKER, 1972). Si l'on compare les podzols et sols podzoliques (essentiellement présents sur le talus de sables épais) et les sols lessivés (sables sur calcaire), l'épaisseur de la couche F est, au niveau des couches holorganiques, le caractère qui distingue le mieux ces deux catégories de sols (TAB. IV). On peut mettre ce phénomène en regard avec la faible densité des vers de terre endogés (sensu lato) sur podzols et sols podzoliques (TAB. V). La consommation de litière par la faune resterait alors en deçà de la quantité arrivant annuellement au sol, phénomène reproduisant ce que l'on peut obtenir expérimentalement en augmentant les apports de litière (DAVID *et al.*, 1991). La présence d'une couche H épaisse correspond à l'absence totale de vers de terre, telle qu'elle peut être observée sur les grès, avec l'hypothèse du rôle néfaste de l'engorgement hivernal et printanier sur ces animaux. Au stade de cette étude, l'explication de ces phénomènes ne peut cependant pas être fournie : on ne sait pas pourquoi les vers endogés sont absents lorsque les sables stampiens sont épais, ni pourquoi l'hydromorphie temporaire (si elle est vérifiée) affecterait les populations épigées vivant normalement en surface. La nature de la litière ne change pas (feuilles de hêtre) mais peut-être sa qualité varie-t-elle. Les mesures effectuées par ROBIN (1970) ne montrent cependant pas de différences notables dans la richesse des feuilles de hêtre en éléments minéraux (notamment en calcium) selon le type de sol. Le problème reste donc posé.

L'absence de régénération au niveau des clairières à fougère aigle présentes sur grès bloque le cycle sylvogénétique et la reconstitution de la forêt après chablis. La comparaison des clairières actuelles avec la carte établie il y a 25 ans (BOUCHON *et al.*, 1973) montre qu'elles sont en train de s'élargir. Il existe donc, dans cette zone, un risque de passage à un autre écosystème que la forêt. Ce phénomène s'observe également lors du développement des landes à éricacées en milieu forestier (BERNIER, 1992 ; BERNIER *et al.*, 1993 ; PONGE *et al.*, 1993). Dans le déterminisme de ce blocage, il convient de distinguer trois facteurs possibles, pouvant agir en synergie : la forme d'humus (le dysmoder est néfaste à l'installation des jeunes semis de hêtre, WEISSEN, 1978, 1986, PONTAILLER, 1979), l'allélopathie (la fougère aigle est connue pour ses propriétés phytotoxiques, GLASS, 1976, GLIESSMAN, 1976), l'ombrage réalisé par les frondes de cette espèce (le manque de lumière est défavorable au développement du système racinaire des jeunes semis de hêtre, PONTAILLER, 1979).

Les caractères macromorphologiques des humus varient également en fonction des phases du cycle sylvogénétique. Ce sont cependant plutôt des variations quantitatives que qualitatives que l'on observe. Sauf sur la butte

de sables stampiens épais où seule l'influence du chêne (dépérissant ou mort) est perceptible, la phase d'agradation du hêtre est caractérisée par un épaississement important de la couche F et une réduction d'épaisseur de l'horizon A1. La tendance est donc à l'accumulation de matière organique en surface, sans cependant qu'il y ait changement de la forme d'humus. De tels phénomènes ont été observés dans d'autres types de peuplement, en particulier chez les conifères (PAGE, 1968 ; BERNIER, 1992 ; PONGE *et al*., 1993). Le déterminisme d'un tel phénomène est encore inconnu. La production de feuilles, plus forte en phase d'agradation (LEMÉE, 1978), peut être invoquée, mais la différence est faible et ne permet pas d'étayer l'hypothèse d'une saturation des populations consommatrices de litière. L'acidification liée à la phase de croissance intense des arbres peut être retenue (PAGE, 1968 ; ULRICH, 1986 ; BERNIER, 1992), mais des mesures précises sont attendues sur le site de la présente étude.

Les travaux de FAILLE (1975a, b) sur l'évolution des humus à la suite du clairiérage, effectués dans cette même parcelle, ont montré des modifications importantes, attribuées en partie au développement de la strate herbacée, dont l'action s'observe au niveau de taches très petites (LEMÉE, 1975 ; FAILLE, 1977). Dans la présente étude, des différences très grandes ont été observées d'un chablis à l'autre, y compris sur un même type de sol, mais la distribution des taches de végétation n'a pas été prise en compte. Les chablis de deux ans, les plus nombreux dans notre échantillon, étaient pratiquement dépourvus de végétation. Des prélèvements plus différenciés seraient donc nécessaires pour traduire ces phénomènes au niveau des clairières.

Le présent travail constitue une base pour des investigations futures sur le déterminisme de la forme d'humus et de la composition des peuplements animaux du sol dans les forêts naturelles, faisant suite aux études déjà menées sur les peuplements forestiers soumis à l'influence de l'homme (PONGE *et al*., 1986 ; ARPIN *et al*., 1986).

La discordance observée entre type de sol et forme d'humus (moder mulleux sur podzol et dysmoder sur sol néopodzolique) pose le problème, d'une part de la classification des sols telle qu'elle a été réalisée par BOUCHON *et al*. (1973), d'autre part de l'équilibre des sols par rapport à la végétation actuelle. Si un processus d'accumulation s'observe sur les grès, notamment au niveau des clairières à fougère aigle (en extension), il n'en est pas de même sur la butte de sables épais, où la forme d'humus, avec disparition lente mais totale de la litière, est en discordance avec le profil pédologique qui correspond peut-être à un podzol fossile formé sous la chênaie ayant précédé la hêtraie climacique actuelle. Dans ce cas il ne serait plus actif aujourd'hui. L'insertion de minéraux tests dans les horizons de surface (RANGER & ROBERT, 1985) devrait permettre de répondre à cette question.

BIBLIOGRAPHIE

ARPIN P., DAVID J.F., GUITTONNEAU G.G., KILBERTUS G., PONGE J F) & VANNIER G., 1986.– Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. I Description des stations et étude de la faune du sol. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 23 : 89-118.

BECKER M., 1972.– Etude des relations sol végétation en conditions d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine *Annales des Sciences Forestières*, 30 : 143-182.

BERNIER N., 1992.– *Modification de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude*. Mémoire de DEA, Université d'Orsay, 80 p.

BERNIER N., PONGE J.F. & ANDRE J., 1993. Comparative study of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands (*Vaccinio-Piceetea*). Relation to forest dynamics. *Geoderma*, 00 : 000 000

BOUCHE M.B., 1969.– Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés *Pedobiologia*, 9 : 26-34.

BOUCHE M B., 1972.– *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA, Paris, 671 p

BOUCHON J., FAILLE A., LEMEE G., ROBIN A M. & SCHMITT A., 1973.– *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie* Université d'Orsay, 12 p. + 3 cartes hors-texte.

BOURNERIAS M., 1979.– *Guide des groupements végétaux de la région parisienne. Bassin parisien. Nord de la France Ecologie et phytogéographie*. SEDES, Paris, 509 p

DAVID J.F., PONGE J F., ARPIN P. & VANNIER G., 1991.– Reactions of the macrofauna of a forest mull to experimental perturbations of litter supply. *Oikos*, 61 : 316-326.

DELECOUR F., 1980.– Essai de classification pratique des humus *Pédologie*, 30 : 225-241.

DENISOT G., 1970.– *Carte géologique détaillée de la France au 1/50 000e. Feuille de Fontainebleau et notice explicative*. BRGM, Orléans, 20 p. + 1 carte hors-texte.

DUCHAUFOUR P., 1968.– *L'évolution des sols Essai sur la dynamique des profils*. Masson, Paris, 94 p

FAILLE A., 1975a.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Evolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *Œcologia Plantarum*, 10 : 43-62.

FAILLE A., 1975b.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairiérage sur les humus. *Œcologia Plantarum*, 10 : 309-330.

FAILLE A., 1977.– Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. II. Influence sur quelques caractères des humus et leurs activités microbiennes. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 14 : 289-306

FAILLE A., 1980.– Influence sur la végétation herbacée de l'ouverture de trouées dans les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bulletin d'Ecologie*, 11 : 1-10

GLASS A.D M., 1976.– The allelopathic potential of phenolic acids

associated with the rhizosphere of *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany*, 54 : 2440-2444

GLIESSMAN S R., 1976.– Allelopathy in a broad spectrum of environments illustrated by bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 73 : 95-104.

GREENACRE M J., 1984.– *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, London, 364 p.

JACQUIOT C., ROBIN A.M.) & BEDENEAU M , 1973.– Reconstitution d'un ancien peuplement forestier par l'étude anatomique de charbons de bois et leur datation par le ^{14}C. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 120 : 231-234

KOOP H., 1989.– *Forest dynamics. SILVI-STAR . a comprehensive monitoring system*. Springer Verlag, Berlin, 229 p.

LEBART L., MORINEAU A.) & FENELON J P., 1979.– *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes* Dunod, Paris, 510 p. + 2 p. en annexe.

LEMEE G., 1975.- Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. III. Influence du peuplement gramuéen sur les caractères et l'activité biologique du mull acide. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 12 : 157 167.

LEMEE G , 1978.– La hêtraie naturelle de Fontainebleau. *In Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes forestiers*, eds. M. LAMOTTE et F. BOURLIERE. Masson, Paris, 75-128.

OLDEMAN R.A.A., 1990.– *Forests · elements of silvology* Springer Verlag, Berlin, 624 p.

PAGE G., 1968 – Some effects of conifer crops on soil properties. *Commonwealth Forestry Review*, 47 : 52-62.

PONGE J.F., ANDRE J., BERNIER N) & GALLET C., 1993.– La régénération naturelle de l'épicéa . connaissances actuelles. Le cas de la forêt de Mâcot (Savoie). (à paraitre)

PONGE J.F., VANNIER G., ARPIN P & VANNIER G., 1986.– Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. Intérêt sylvicole. *Revue Forestière Française*, 38 : 509-516.

PONTAILLER J.Y., 1979.– *La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau · ses relations avec les conditions hydriques stationnelles*. Thèse de 3e cycle, Université d'Orsay, 98 pp.

RAMEAU J.C., MANSION D & DUME G , 1989.– *Flore forestière française, guide écologique illustré. I. Plaines et collines*. IDF, Paris, 1785 p

RANGER J.) & ROBERT M., 1985.– Caractérisation du fonctionnement physico-chimique des sols forestiers par une approche expérimentale utilisant l'évolution de minéraux primaires. *Agronomie*, 5 : 157-168

ROBIN A.M., 1970.– Contribution à l'étude du processus de podzolisation sous forêt de feuillus. *Science du Sol*, [1970] . 63-83

SIMS R.W. & GERARD B M , 1985.– *Earthworms. Keys and notes for the identification and study of the species*. Brill and Backhuys, London, 171 p.

SOKAL R.R.) & ROHLF F.J., 1969.– *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman and Co, San Francisco, 776 p

TOUTAIN F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française*, 33 : 449-477.

ULRICH B., 1986.– Natural and anthropogenic components of soil acidification. *Zeitschrift fur Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 149 : 702-717.

WEISSEN F., 1978 – Dix années d'observation sur la régénération en hêtraie ardennaise. In : *Symposium Feuillus précieux. Proceedings*, Nancy, France, 11/IX-15/IX 1978. INRA, CNRF. Document 78/08, 60-70.

WEISSEN F., 1986.– Problèmes de régénération en hêtraie ardennaise. *Bulletin de la Société Royale Forestière de Belgique*, 93 . 113-117

Bull. Ecol., t. 24 (1) 1993 : 52-56

LA PHYTOSOCIOLOGIE DE ZÜRICH-MONTPELLIER DANS L'ÉCOLOGIE FRANÇAISE DE L'ENTRE-DEUX GUERRES*

Pascal Acot

C.N.R.S - URA « Histoire des Sciences et des Techniques » - 13, rue du Four, 75006 Paris (France)

SUMMARY
(original scientific paper)

The Zürich-Montpellier school of phytosociology in French ecology during the interwar years

By developing, during the interwar years, the method of minimal areas initially elaborated in Uppsala, the Zürich-Montpellier school of phytosociology made possible important progress in the description of vegetation discontinuities. Based on the concept of character species (and not on that of dominant species, which was considered too subjective), the Zürich Montpellier system soon compelled recognition at the international level. However, little focused in practice on successional processes such as migration, invasion and ecesis, it might have represented an obstacle to studies of plant communities dynamics, and then to systemic thought in ecology, while fruitful work on those themes was done at the same time in the United States

KEY WORDS : Plant sociology - History of science.

RÉSUMÉ
(travail original)

En développant, au cours de l'entre deux guerres, la méthode des aires minima initialement élaborée à Uppsala, l'école de « Zürich Montpellier » a rendu possible d'importants progrès dans la mise en évidence des discontinuités de la végétation. Fondé sur le concept d'espece caractéristique (et non sur celui, jugé trop subjectif, d'espèce dominante), le système zurich-montpelliérain s'est rapidement imposé au plan international. Toutefois peu focalisé dans la pratique sur les mouvements successionnels comme la migration, l'invasion et l'écèse, il a pu représenter un obstacle à l'approche de la dynamique des groupements végétaux, puis à la pensée systémique en écologie, alors même que des travaux sur ces thèmes étaient accomplis parallèlement et de manière féconde, aux Etats-Unis

MOTS CLÉS : Sociologie végétale - Histoire des sciences.

L'écologie française de l'entre-deux guerres a été largement dominée par la recherche en sociologie végétale, discipline que l'on peut définir de manière très générale comme « étude taxinomique des groupements végétaux ». Cette domination, qui fut également celle d'une école (dite de « Zürich-Montpellier »), fut clairement perçue à l'époque ; au point que dans l'immédiat après-guerre, la sociologie végétale fut sciemment écartée du Colloque International du CNRS sur l'écologie (Paris, 20-25 février 1950). Il s'agissait, selon les organisateurs - Marcel Prenant et Georges Petit, assistés par Claude Delamare-Debouteville et André Pacaud - « (...) *de donner une impulsion à la synécologie animale, certainement en retard sur l'écologie des groupements végétaux* ». Cette appréciation générale suggère une interrogation plus spécifique, qui concerne un autre déséquilibre manifesté par l'écologie française de l'époque : celui des études dynamiques de la végétation, alors en plein essor dans la recherche anglo-saxonne, par rapport au développement impétueux de la pensée plus classificatoire de la pensée zürichо-montpelliéraine.

LES RACINES DE LA SOCIOLOGIE VÉGÉTALE

La sociologie végétale a charrié très tôt les difficultés classiquement inhérentes aux tentatives taxinomiques dans l'histoire. On y rencontre, tout d'abord, des problèmes d'ordre typologique. Celui, par exemple, des critères qu'il

* Manuscrit reçu le 2 octobre 1992 , version révisée acceptée le 15 mars 1993.

convient de retenir pour les différencier, ou la question des « méta-groupements », celle des transitions entre groupements, et même, dans le cas de la végétation, celle de leur réalité. Certains chercheurs ont ainsi affirmé l'origine anthropique des discontinuités (RAMENSKY, GLEASON, 1926) ; ou même nié la discontinuité objective de la végétation en défendant l'idée selon laquelle les transitions sont toujours lentes malgré les apparences, et que l'on est en présence d'un continuum végétal (BECKING, 1957). Il n'est pas indifférent, comme on le verra, que ces positions aient été le fait de botanistes américains, ou d'Europe orientale, comme RAMENSKY.

Le second groupe de problèmes que pose l'approche « sociologique » de la végétation est celui de la recherche des causes qui président à l'existence des groupements. Il faut d'abord comprendre selon quelles lois les ensembles végétaux sont organisés et selon quelles lois ils répondent aux changements des facteurs de l'environnement, c'est-à-dire comment ils s'« adaptent ». Ici, par « adaptation », j'entends : processus de transformation des groupements végétaux, consécutif à un changement de leurs « conditions d'existence », et ayant pour effet leur pérennité. Ce qui ajoute donc à la question de leur ontologie celle de leur processus, de leur histoire.

Au XVIII[e] siècle, les botanistes n'étudient pas les groupements de plantes en eux-mêmes, quoiqu'ils décrivent souvent soigneusement les paysages parcourus au cours de leurs voyages. Avec Linné et surtout après lui, les botanistes nomment et classent les espèces nouvelles. On confectionne des herbiers. On établit des flores. C'est la dimension « floristique » de la botanique. Je ne reviens pas, ici, sur les systèmes qui fleurissent dans la deuxième moitié du XVIII[e] siècle, sauf pour rappeler que, hormis Linné, cette pensée classificatoire est essentiellement française, avec Bernard de Jussieu, Michel Adanson, et surtout Antoine-Laurent de Jussieu qui regroupe en une centaine de familles tous les genres de plantes connus à l'époque. Cette manière d'aborder le végétal va peser lourd et longtemps, par l'intermédiaire des mécanismes institutionnels et culturels classiques, sur la pensée des botanistes français.

C'est Alexandre de HUMBOLDT qui ouvre à la botanique un nouveau continent de recherche avec la publication de son « Essai sur la géographie des plantes » en 1805. Il vient de voyager pendant cinq années (entre 1799 et 1804) en Amérique tropicale, de Cuba au Pérou. Et on sait qu'il a été frappé, en tentant l'ascension du Mont Chimborazo en Equateur, par l'étagement des végétations successives sur les flancs de la montagne. C'est-à-dire aussi par une sorte de régularité dans les paysages végétaux traversés. Il s'était posé la question des causes de cette régularité, et avait donné la réponse la plus évidente : le climat est le facteur essentiel de la répartition, non pas des espèces végétales (et encore moins des taxons supérieurs), mais des régularités de répartition des ensembles végétaux qui constituent les paysages.

HUMBOLDT indique ainsi, dans l' »*Essai sur la géographie des plantes* », que les steppes des hautes latitudes ont partout le même faciès. Et c'est aussi, par exemple, le cas des forêts tropicales humides. Cela suggère que les « circonstances », comme on disait alors pour désigner les « milieux », donnent leurs physionomies aux groupements végétaux. Mais, les groupements sont composés d'individus. Et c'est la résultante de leurs physionomies individuelles qui constitue le paysage. Ces physionomies individuelles sont nommées « formes de croissance » (on dit maintenant aussi « formes biologiques »).

Dès 1805, HUMBOLDT distingue 19 formes de croissance (qui correspondent au Palmier, au Bananier, au Mimosa, à la Bruyère, au Cactus...). Ainsi, les questions de taxinomie classique ne sont pas premières. Avec HUMBOLDT, on commence à étudier systématiquement la manière dont les milieux marquent les structures végétales.

Mais le risque d'atomisation de la végétation est grand. Le botaniste allemand GRISEBACH distingue ainsi, en 1872, 60 formes de croissance. Ce qui le contraint par suite à différencier 54 grands types de formations végétales correspondant à des grands types de « paysages végétaux ». Un botaniste suédois distingue vers la fin du siècle 45 formations végétales, rien que pour le nord de la Finlande. Et un américain, 14 rien que pour les forêts allemandes. Il n'y a d'ailleurs pas de raisons de s'arrêter.

En 1863, le botaniste autrichien Anton Kerner von MARILAUN, a l'idée *a priori* curieuse d'étudier la végétation en soi, sans s'occuper de ses rapports structurels avec l'environnement. A propos de la végétation du Danube, Il soulage l'étude des groupements végétaux du fardeau des formes de croissance. Il conserve l'approche physionomique (en raison de sa fécondité et malgré son caractère subjectif), en tentant de l'objectiver par l'étude de leur composition floristique. L'environnement, qui pesait toujours dans la nomenclature des formes de croissance, ne détermine plus le découpage du tapis végétal, effectué désormais en croisant (souvent de manière tâtonnante) les indications physionomiques et les indications floristiques.

Cette démarche paradoxale constitue les bases de la sociologie végétale moderne. Cette discipline peut toutefois être considérée comme une branche de l'écologie parce que le découpage nouveau rendu possible par cette méthode va mettre au jour des adaptations à des facteurs environnementaux nouveaux ou plus fins, que des groupements établis à partir de critères préalables auraient masquées.

D'UPPSALA À MONTPELLIER

Cette émancipation préalable de l'environnement, pour mieux y retourner ensuite, caractérise en réalité seulement deux grandes écoles de phytosociologie : l'école suédoise d'Uppsala et l'école de Zürich-Montpellier.

L'école d'Uppsala s'inscrit dans la tradition inaugurée par Anton KERNER : on ne considère ni les facteurs de l'environnement des ensembles végétaux, ni leur physionomie. Il reste donc l'approche floristique. Et dans ce cas, deux questions vitales se posent. Elles sont liées : la première est celle des limites des groupements (car les transitions sont souvent lentes) ; la seconde, celle du critère qui permettra de caractériser les groupements délimités.

Georg Einar DU RIETZ, qui est le principal représentant de l'école d'Uppsala dans l'entre-deux guerres, utilise la méthode des aires minima. Cette méthode fut inventée à Uppsala. Il n'en est pas encore question, à ma connaissance, lors du IIIe Congrès International de Botanique de Bruxelles (14-22 mai 1910) mais elle est déjà systématisée en 1920, par DU RIETZ *et al.* Rappelons que par des méthodes d'échantillonnage appropriées, on délimite des aires au-delà desquelles le nombre d'espèces nouvelles rencontrées ne croît plus qu'avec une extrême lenteur. Ce sont les aires minima. Elles sont plus petites que le groupement à analyser. Si l'on continue la procédure, il survient un moment où le nombre d'espèces nouvelles rencontrées recommence à augmenter de manière très nette. On se trouve donc dans une nouvelle communauté. On établit alors des relevés floristiques exhaustifs sur des surfaces au moins égales à l'aire minimum. Le choix de ces surfaces est subjectif, il faut le reconnaître. Leur taille dépend de la nature du tapis végétal étudié. Elle peut aller de quelques cm² (communautés de lichens) à quelques m² pour des végétations herbacées, jusqu'à atteindre 2 km² et plus, dit-on, pour les communautés de forêts tropicales humides

On procède alors à la comparaison floristique de ces surfaces. Les espèces présentes dans tous les relevés sont constantes. Les autres manifestent des degrés divers de présence. Lorsque l'on compare les relevés appartenant à des communautés différentes, on peut constater que certaines espèces préfèrent certaines communautés : on dit qu'elles leur sont fidèles et on les nomme espèces caractéristiques. La méthode des aires minima règle un problème majeur puisqu'elle met en évidence la discontinuité objective de la végétation. Elle sera reprise par l'école de Zürich-Montpellier au cours des années 1920. Dans l'entre-deux guerres, DU RIETZ (1930) met au point un système très complexe d'analyse pluristrate de la végétation (de la strate muscinale et herbacée à la strate arborée, en passant par la strate arbustive…). Par cette méthode il parvient à distinguer un grand nombre de « sociations » (ce sont ses unités phytosociologiques de base) dans une flore somme toute assez pauvre.

Ce point est important : les phytosociologues élaborent des méthodes étroitement liées à la diversité et à la structure des végétations. Les phytosociologies sont comme produites par les conditions écologiques dans le cadre desquelles leurs auteurs les élaborent (*cf.* MARGALEF, 1968). C'est pourquoi, d'ailleurs, Josias BRAUN-BLANQUET, jeune botaniste originaire de Zurich et travaillant à la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine (SIGMA) de Montpellier développe un système de phytosociologie adapté à la végétation en mosaïque de la région de Montpellier (avec Ernst FURRER, 1913 in : « Remarques sur l'étude des groupements de plantes »). Il refuse l'approche pluristrate, considérant que tous les individus d'un groupement appartiennent à la même entité sociologique puisqu'ils viennent sur le même sol. Le critère central de l'école de Zurich-Montpellier est, on le sait, l'espèce caractéristique, en général la plus constante. C'est elle qui distingue les associations, qui sont, dans la taxinomie sigmatiste, ce que l'espèce est à la taxinomie classique. Le système, dont on connaît la complexité, s'impose pourtant très vite partout où c'est phytogéographiquement possible. Il faut pour cela deux conditions géobotaniques : que règne une diversité végétale suffisante, et que la végétation se présente par plaques plutôt que par immenses bandes de végétation à transitions lentes.

DE L'ÉTUDE DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION AU CONCEPT D'ÉCOSYSTÈME : L'APPROCHE ANGLO-SAXONNE

Or si la première condition est satisfaite en Union Soviétique et en Amérique du nord, la seconde ne l'est pas : les paysages végétaux de ces pays immenses sont caractérisés par des transitions lentes qui expriment toutes les nuances des gradients environnementaux. Cette circonstance écologique, là encore, joue un rôle vraisemblablement non négligeable dans les choix scientifiques des écologues de ces pays. En effet, les végétations dites « naturelles » rencontrées successivement, suggèrent leur dynamique successionnelle. Si l'on tente, par exemple - comme le fit Charles C. ADAMS (1905) pour le continent nord-américain - de reconstituer le comportement des végétations consécutivement à une modification forte des facteurs climatiques, comme lors la dernière glaciation du Wurm (aux USA : « du Wisconsin »), on est conduit à faire l'hypothèse d'un recul migratoire des ceintures végétales vers le sud, suivi d'une reconquête vers le nord des territoires perdus.

Une réflexion comparable, mais partant cette fois de faibles variations climatiques (ou d'autres facteurs de l'environnement) conduit à imaginer des successions végétales en un même lieu. Les modifications des végétations

devenant elles-mêmes des facteurs intervenant dans le processus successionnel. Voici ce que dit, par exemple, le pionnier américain de l'étude des successions végétales, Henry Chandler COWLES, en 1901 :

« Le développement d'une forêt à partir d'une bruyère est facile à comprendre et peut être observé à presque tous les niveaux (...) La bruyère est assez dense pour empêcher l'érosion éolienne, mais pas assez pour empêcher les sauvageons de divers arbres de commencer à croître. »

L'école américaine d'écologie est structurée - entre les années 1895 et 1930 - autour de l'Université de Chicago, avec les figures de C. C ADAMS, H. C. COWLES, Frederic CLEMENTS, Conway MCMILLAN et Victor SHELFORD. Elle établit que la végétation « pionnière » passe par une série d'états ordonnés et donc prévisibles culminant au « climax », qui est plutôt un état théorique autour duquel oscille la végétation désormais stabilisée. Si les conditions écologiques ne changent pas, une végétation climacique ne change pas. Ainsi, à une écologie européenne qui « photographie » l'état des végétations considérées, les américains substituent une écologie « cinématographique » : on passe de l'objet au processus. Et cela va très loin. En 1904, Clements déclare qu'il considère la végétation :

« (...) comme une entité dont les modifications et les structures s'accordent avec certains principes de base, tout-à fait de la même façon que les fonctions et les structures des plantes correspondent à des lois définies. » Et il développe ce point en 1905 :

« Selon ce point de vue » dit-il, « la formation [végétale] est un organisme complexe (...) c'est une unité organique ».

La valeur heuristique de ces conceptions est plus importante que leur ambiguité : en effet, l'idée de fonction et de structure propres à telle ou telle communauté végétale est porteuse de systémisme écologique. Pendant que l'écologie française de l'entre-deux guerres s'exténue à établir une taxinomie des communautés végétales dans la grande tradition des classificateurs du 18e siècle, les anglo-saxons découvrent leurs modes d'existence…

En effet, les positions organicistes ne sont pas tenables en écologie. Victor SHELFORD, compare les grands biomes à des organismes « amiboïdes » qui étendent d'immenses pseudopodes au cours de leurs lentes migrations. Mais il est également obligé de marquer les limites de sa comparaison, ce qui le conduit involontairement à souligner, non plus les points communs, mais les différences qui existent entre un organisme vivant et un biome. En 1920, l'écologue anglais Arthur George TANSLEY, déclare que :

« ce qu'est pas parce que l'on peut, dans certaines limites, comparer une formation végétale à un organisme, qu'il s'ensuit qu'elles sont des organismes. »

Il va donc chercher à donner un statut aux communautés « biotiques » (c'est-à-dire à l'ensemble formé par les communautés végétales et animales) sans avoir recours à l'organicisme, d'une part ; et sans s'enfermer dans une problématique statique qui ferait obstacle, même sans l'interdire, à la pensée successionnelle des américains, d'autre part. Ses réflexions aboutissent en 1935, sous la forme d'un article intitulé : *« L'usage et l'abus des concepts et des termes concernant la végétation »*. Cet article est publié dans la revue américaine « Ecology ». Il a été traduit en français et commenté par Jean-Marc DROUIN (1984). D'emblée, dans la première phrase du texte, l'auteur fait une double allusion significative en opposant, sans les nommer, l'école de Chicago et celle de Zürich-Montpellier :

« On admet en général aujourd'hui en écologie végétale, non seulement que la végétation est constamment soumise à différentes sortes de changements, mais aussi que l'habitude de plus en plus répandue de concentrer l'attention sur ces changements au lieu d'étudier les communautés végétales comme si elles étaient des entités statiques, conduit à une compréhension beaucoup plus profonde de la nature de la végétation et du rôle qu'elle joue dans le monde ».

Cet article est célèbre parce que TANSLEY y invente un concept qui est appelé à faire fortune : celui d'écosystème, défini comme *« (...) la totalité du système (dans le sens où l'on parle de système en physique) incluant non seulement le complexe des organismes mais aussi tout le complexe des facteurs physiques formant ce que nous appelons l'environnement du biome - les facteurs de l'environnement au sens large »*. Ce n'est pas encore l'écosystème que nous connaissons, structuré en boucle, avec sa production primaire de matière végétale, ses différents niveaux de consommateurs et le recyclage des matières organiques par les décomposeurs (LINDEMAN, 1942), mais c'est un concept qui, déjà, répond au cahier des charges que TANSLEY s'était imposé : ne pas interdire l'approche dynamique (successionnelle), et rejeter l'organicisme tout en conférant aux unités écologiques un statut d'entités pourvues d'une autonomie relative.

CONCLUSION

Les botanistes des groupements ont combattu dès les origines la tentation de penser un univers végétal bien découpé et statique : *« Quel plaisir que l'étude du processus de développement de chaque société [végétale] depuis son origine, jusqu'à sa maturité et son déclin »* déclare KERNER dès 1863, sans que l'on puisse considérer pour autant qu'il ait étudié concrètement les successions végétales. De manière comparable, Josias BRAUN-BLANQUET évoque en 1913 la *« phylogenèse des associations »* au cours des temps géologiques (qu'il oppose à l'« ontogenèse des groupements actuels »), mais subordonne largement cette approche au développement des études de taxinomie des groupements :

« (...) le premier but de l'étude des groupements [est] la recherche d'une unité comparable à l'espèce, pouvant servir de base aux travaux de géographie botanique comparée et aux investigations synécologiques » (BRAUN & FURRER, 1913).

Jules PAVILLARD illustre également cette conscience qu'ont les phytosociologues de Z-M, au cours de l'entre-deux guerres, de la nécessité d'introduire la dimension dynamique dans leurs travaux sur les ensembles végétaux. Dès 1922, dans la première édition du Vocabulaire de sociologie végétale, qu'il publie avec BRAUN-BLANQUET, il insiste sur cette nécessité, en y consacrant quatre pages sur vingt-deux. Mais les progrès effectifs seront extrêmement lents pendant cette période : la tendance classificatoire restera lourdement dominante pendant l'entre-deux guerres.

Le regard sur la phytosociologie züricho-montpelliéraine doit donc être nuancé : on ne peut se cacher que la mise en évidence éblouissante de la discontinuité objective de la végétation, l'établissement d'un statut taxinomique souple et rigoureux des groupements végétaux, ainsi que le rayonnement mondial de l'Ecole de Montpellier, peuvent aussi être pensés dans le cadre d'une démarche qui aura pu faire obstacle à l'appréhension de la dynamique végétale ; et vraisemblablement à l'orientation de la recherche française de l'avant-guerre, puis de l'immédiat après-guerre, dans la direction écosystémique. Ce qui expliquerait pour une part non négligeable l'absence de la théorie des écosystèmes - au sens de LINDEMAN (1942) - des travaux du Colloque International du CNRS sur l'écologie de 1950, alors que la ligne de recherche de Lindeman (élève d'HUTCHINSON) était connue par des chercheurs comme Marcel PRENANT, Etienne FAURÉ-FRÉMIET, Henri GAUSSEN ou Claude DELAMARRE-DEBOUTTEVILLE, et que la première édition du célèbre Fundamentals of Ecology de Eugen ODUM - dont la problématique écosystémique est centrale - était déjà en cours d'élaboration aux États-Unis.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS, C. C., 1905.– The postglacial dispersal of american biota. *Biol Bull. of the marine biological laboratory*, 9 : 53-71.

BECKING, R., 1957.– The Zürich-Montpellier school of phytosociology. *The Botanical Review*, 23 (7) : 411-488.

BRAUN, J. & FURRER, E., 1913.– Remarques sur l'étude des groupements de plantes. *Bulletin de la Société languedocienne de Géographie*, 1913 : 20-41.

CLEMENTS, F. E., 1904 – *The development and structure of vegetation* Neb Univ Bot. Surv of Nebraska, 7. Studies of the vegetation of the state 3, Lincoln, Nebraska, Bot. Seminar, 175 p.

CLEMENTS, F. E., 1905.– *Research methods in ecology*, Lincoln, Nebraska, Univ. Public Co. , 334 p.

COLLOQUES INTERNATIONAUX DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE, XXXIII , 1950.– Ecologie, Paris, CNRS. Actes publiés en 1952 dans L'Année Biologique, 350 p. *Cf* P. ACOT, « Le Colloque International du CNRS sur l'écologie (Paris, 20-25 février 1950) », Actes du Colloque International « Les sciences biologiques et médicales en France, 1920-1950 », Dijon, 25-27 juin 1992 (à paraître)

COWLES, H.-C., 1901.– The physiographic ecology of Chicago and vicinity : A study of the origin, development and classification of plant societies. *Botanical Gazette*, 31 : 73-108, 145-182.

DAGOGNET, F., 1970. - *Le catalogue de la vie*. Paris, PUF, 187 p.

DU RIETZ, G. E., 1930.– Classification and Nomenclature of Vegetation. Svensk Botanisk Tidskrift, 24 (4) : 491-503.

DU RIETZ, G. E., FRIES, T. E., OSVALD, H. & TENGWALL, T. A., 1920.– Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellshaften. *Medd Abisko Nat. Station*, 3 : 1-47.

GLEASON, H. A., 1926.– The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53 : 7-26

GRISEBACH, A. R. H., 1872 – *Die Vegetation der Erde, Leipzig* (traduction en langue française *La Végétation du Globe*, Paris, 1875-1878, J. B. Baillière & Fils, vols. I et II, 700 p).

HUMBOLDT, A. (de.) 1805.– *Essai sur la géographie des plantes, accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Paris, Schoell, 155 p.

JUDAY, C., 1940 – Annual energy budget of an inland Lake. *Ecology*, 21 : 438-450.

KERNER VON MARILAUN, A., 1863.– *Das Pflanzenleben der Donaüländer*. Innsbrück, Vierhapper ; 2e. éd. , 1929, 452 p. (traduction en langue anglaise par H. S CONARD : *The background of plant ecology. The plants of the Danube Basin*. Ames, Iowa State College Press, 1951, 238 p.).

LINDEMAN, R., 1942.– The trophic-dynamic aspect of ecology », Ecology, 23 : 399-418.

MARGALEF, R., 1968.– *Perspectives in ecological theory*. Chicago, University of Chicago Press, 112 p.

ODUM, E. P., 1953.– *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia, W. B. Saunders, 384 p.

PAVILLARD, J. & BRAUN-BLANQUET, J., 1925.– *Vocabulaire de sociologie végétale*, 2e. éd. , Montpellier, 22 p.

RAMENSKY, L. G., 1926.– Die Grundgesetzmässigkeiten im Aufbauder Vegetationdecke. *Botanisches Centralblatt.*, N. F. 7 : 453-455

SHELFORD, V. E., 1931.– Some concepts of bioecology *Ecology*, 12 (3) : 455-467.

TANSLEY, A. G., 1920.– The classification of vegetation and the concept of development, *The Journal of Ecology*, (8) 18 : 118-149

TANSLEY, A. G., 1935.– The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, 3 : 284-307 (traduction en langue française et commentaire par J.-M DROUIN, *in* : *La naissance du concept d'écosystème*, thèse de doctorat du IIIe cycle, Université de Paris I, 12 septembre 1984, 245 p.).

Bull. Ecol., t. 24 (1) 1992 : 57-68

FUNDAMENTALS OF ECOLOGY DE E.P. ODUM : VÉRITABLE « APPROCHE HOLISTE » OU REDUCTIONNISME MASQUÉ ?*

Donato BERGANDI

Muséum National d'Histoire Naturelle - Laboratoire d'Ecologie Générale
4, av. du Petit-Château, 91800 - Brunoy

SUMMARY
(original scientific paper)

E.P. Odum's « Fundamentals of ecology » real « holistic approach » or hidden reductionism ?

We attempt to understand the spirit of a holistic approach to ecology by analyzing the major work of E.P. Odum Fundamentals of ecology (1953, 1959, 1971). We set forward what might be meant by the « holistic approach » which is implicated in all the different levels of organization at which the problem of « complexity » is debated

Ecology presents itself as an "holistic science" and Odum's book offers a vision of the world which dates far back in the history of philosophy. A first (non-exhaustive) analysis of the philosophical tradition will dwell upon

a) the theory of emergence : each level of organization is characterized by properties whose laws cannot be deduced from the laws of the inferior levels of organization (Engels, C.L. Morgan);

b) clarification of the relations between the « whole » and the « parts » (J.H. Woodger, J. Needham);

c) the ontological or epistemological nature of the emergent properties, are they a phenomenological reality or solely an artefact of the state of our knowledge ? (S.C. Pepper, P. Henle, C.G. Hempel et P. Oppenhim),

d) the proposition of the holistic theoretical and methodological model (A.B. Novikoff, J.K. Feibleman). By looking at the three different editions of this fundamental text on ecology, we shall become aware of the evolution of Odum's thought. In fact, only in the third and last edition is there a conscious appropriation of the holistic approach (by utilizing the theoretical models of Feibleman).

However, even when formally referring to the theory of emergence (that is to say the ontological nucleus of every holistic approach), Odum's systemic analysis presents logical errors, which push him back into the reductionist domain.

Above all, in his examination of the main concepts of « population », « community » and « ecosystem », there is a misunderstanding of the profound difference between « collective properties » and « emergent properties ».

Moreover, the cybernetic models of Odum's systemic analysis (introduced into ecology by Margalef), allowed him to vastly oversimplify his methodological task. In fact, neither is it clearly marked how many levels, nor which levels of organization are fundamental for the study of each individual level.

Finally, Odum analyses the ecosystem as composed of energetic flux and cycles of matter, referring to the trophic-dynamic vision of Lindeman. That is to say, in our opinion, he juxtaposes a reductionistic methodology and epistemology to a holistic ontology.

KEY WORDS : Epistemology - Holism - Reductionism - Integrative levels - Ecosystem - Community - Population - Emergent properties - Collective properties - Cybernetics.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'analyse comparative des trois éditions de Fundamentals of ecology *(1953, 1959, 1971) de E.P. Odum permet de mieux comprendre et de définir l'évolution de la pensée de l'auteur en ce qui concerne l'approche holiste dans l'étude des écosystèmes.*

Avant d'entamer l'analyse du texte, une présentation est faite sur l'arrière-plan philosophique qui structure l'approche holiste (théorie de l'émergence, relations tout-parties, caractère réel ou fictif des propriétés émergentes, proposition d'un modèle théorique et méthodologique du holisme).

Bien qu'Odum soit perçu comme le porte-drapeau du holisme en écologie, sa démarche méthodologique révèle une contradiction avec ses présupposés ontologiques, en réalité il est opérativement réductionniste. D'une part, Odum confond les propriétés collectives avec les propriétés émergentes, d'autre part, fondamentalement, il limite son analyse de l'écosystème aux flux d'énergie et aux cycles de la matière. Ce faisant, il nous dévoile la structure thermodynamique de l'écosystème, mais il évacue la problématique des propriétés émergentes spécifiques à chaque niveau d'intégration.

MOTS CLÉS : Epistémologie, Holisme, Réductionnisme, Niveaux d'intégration, Ecosystème, Communauté, Population, Propriétés émergentes, Propriétés collectives, Cybernétique.

* Manuscrit reçu le 20 décembre 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 15 mars 1993.

INTRODUCTION

De temps en temps, dans le développement d'une discipline scientifique, des textes émergent et deviennent rapidement, de façon durable, une référence fondamentale. Cela est dû à leur capacité d'apparaître en tant que « point d'attraction » de la discipline et surtout à leur capacité de se révéler comme nouveau et fructueux point de vue. *Fundamentals of Ecology* de E.P. ODUM appartient à ce petit groupe de textes que nous pourrions définir comme « paradigmatiques », parce que c'est à partir d'eux et avec eux que les spécialistes de la discipline avancent dans leurs recherches. Edité pour la première fois en 1953, cet ouvrage le fut à nouveau en 1959, puis encore en 1971. L'analyse comparative des trois éditions nous semble un préalable essentiel pour comprendre la portée de l'ouvrage dans toutes ses nuances et surtout pour comprendre la portée de l'écologie systémique qui est présentée.

L'apport d'ODUM a été essentiel pour déterminer le statut scientifique de l'écologie moderne -sa conception holiste de l'écosystème a permis de « centrer » la recherche écologique en lui donnant un substrat épistémologique original. Toutefois cela n'a pas résolu la problématique méthodologique qui accompagne l'analyse de la « complexité » en écologie, ni permis de dépasser le débat historique existant entre les tenants du réductionnisme et les tenants du holisme.

Dans le développement de l'écologie, ce débat a une origine antérieure à ODUM, mais c'est avec ODUM qu'il va prendre toute son ampleur. La rencontre-affrontement entre ces deux visions du monde remonte aux réactions qui ont accompagné la proposition de F.E. CLEMENTS (1916), à la fois métaphorique et méthodologique, qui amenait à considérer la communauté végétale comme un organisme[1]. Cette conception a été rejetée, d'abord par A.E. GLEASON (1926), puis par A. TANSLEY (1935). Tous deux ont minimisé, sinon nié, l'importance du concept de « totalité organique » appliqué aux communautés végétales. En particulier la vision du monde de TANSLEY se concrétise dans une conception, mécaniste, de ce qu'il considère comme « l'unité de base de la nature » : l'écosystème[2], conception qui prend corps chez G.E. HUTCHINSON (1941) et R.L. LINDEMAN (1942) pour devenir une méthode. LINDEMAN, en suivant les traces d'HUTCHINSON, propose, en effet, une procédure d'analyse qui trouve dans les échanges d'énergie entre les êtres vivants une clé de lecture économiciste fondée sur la thermodynamique et qui, par reconstruction additive, semble suffire pour donner une compréhension complète de l'écosystème.

Dans les années 40 le groupe des écologistes de Chicago, avec à sa tête W.C. ALLEE[3], relance, de son côté, la conception holiste en l'adoptant pour proposer des schémas d'interprétation des relations coévolutives dans les communautés animales, mettant ainsi l'accent sur des phénomènes qui ne peuvent être convenablement abordés par la seule démarche énergétique.

Une dizaine d'années après la création de la cybernétique par N. WIENER[4], R. MARGALEF fut le premier à utiliser des modèles cybernétiques en écologie, ouvrant ainsi la voie à une approche nouvelle des systèmes écologiques susceptible d'associer les concepts de transfert trophique et d'interaction régulatrice[5]. Vers la fin des années 70 et le début des années 80, après plusieurs années d'utilisation de ce type de modèle en écologie, s'est ouvert le débat sur la nature cybernétique ou non des écosystèmes (ENGELBERG, J. and BOYARSKY, L.L., 1979 ; KNIGHT, R.L. and SWANEY, D.P., 1981 ; JORDAN, C.F., 1981 ; PATTEN, B.C. and ODUM, E.P., 1981)[6]. Encore récemment, LOEHLE, C. (1988), dans une analyse des méthodologies utilisées en écologie, a signalé la cybernétique comme une des approches holistes possibles en écologie.

Holisme et propriétés émergentes sont des termes entre lesquels existe une relation réciproque : on ne peut pas citer l'un sans se référer à l'autre. Mais, quand on parle de propriétés émergentes, on se heurte inévitablement au problème de leur existence dans la nature et de leur pouvoir explicatif dans les sciences (SALT, G.W., 1979 ; EDSON, M.M. *et al.*, 1981).

Dans la préface de la dernière édition de son ouvrage, ODUM, en faisant une auto-analyse rétrospective, affirme que : « *Practice has caught up with theory in ecology. The holistic approach and ecosystem theory, as emphasized in the first two editions of this book, are now matters of world wide concern* »[7]. Nous ne partageons qu'en partie cette opinion de l'auteur, qui laisse croire qu'une même conception fondamentale sous-tend les trois éditions. Si l'on procède à une analyse comparative des trois éditions, on ne peut, en effet, éviter de relever qu'en passant de l'une à l'autre, il y a certaines analyses, certains concepts qui survivent et d'autres non. En particulier, l'approche qu'ODUM appelle « holiste »[8], tout en restant l'axe dominant du texte, montre des modifications assez profondes dans les deux dernières éditions.

Le but de notre travail est de définir « l'approche holiste » proposée par ODUM et de mettre en évidence les modifications apportées dans le développement de l'ouvrage. Au delà, nous chercherons à établir si la vision du monde holiste proposée par ODUM est en harmonie avec les outils méthodologiques utilisés par celui-ci, c'est-à-dire s'il existe, ou non, un décalage entre ses présupposés philosophiques et les pratiques de recherche qu'il préconise. Une brève présentation historique et philosophique est auparavant nécessaire pour mieux comprendre la position de l'auteur.

LE HOLISME ENTRE SCIENCE ET PHILOSOPHIE

Une partie non négligeable des idées directrices qui structurent aujourd'hui des approches répertoriées sous le nom de *holisme*, de *globalisme*, de *systémique* et d'*organi-*

cisme trouvent leur origine dans la pensée philosophique.

Des idées à caractère holiste sont présentes chez PLATON, ARISTOTE, NAGARJUNA, PLOTIN, NICOLAS DE CUSE, SPINOZA, LEIBNIZ, KANT, HEGEL, MARX, ENGELS. Parmi les contemporains, BERGSON, C.L. MORGAN, ALEXANDER, BRADLEY, TAYLOR, MCTAGGART et surtout WHITEHEAD, J. DEWEY et WITTGENSTEIN ont développé de telles idées.

Dans la seconde moitié du XIX[ème] siècle, la pensée holiste, véhiculée surtout par l'hégélianisme, s'introduit et se propage dans l'anthropologie culturelle naissante (E B. TYLOR), la psychologie (C. EHRENFELS) et la biologie avec la première vague organiciste (E. MONTGOMERY, E.S. RUSSELL, J.S. HALDANE)

Au XX[ème] siècle, la « scientifisation » de la pensée holiste continue avec l'affirmation de la *Gestaltpsychologie* (W. KOEHLER, M. WERTHEIMER, K. KOFFKA), avec la deuxième vague organiciste en biologie (J. SMUTS, J. WOODGER, J. NEEDHAM, P. WEISS, K. GOLDSTEIN), avec enfin l'écologie (F.E. CLEMENTS et avec les mises au point nécessaires, W.C. ALLEE et E.P. ODUM).

Considérons maintenant des auteurs contemporains qui ont eu une influence directe sur le développement des idées holistes en biologie et en écologie.

C.L. MORGAN (l'auteur de *Emergent Evolution* (1922), livre qui a beaucoup contribué à la propagation du concept d'« émergence ») trouve dans G.H. LEWES *Problems of Life and Mind* (1875) celui qui, le premier, a introduit le terme « émergence » et le concept correspondant.

A la même époque déjà, un exposé très clair du mouvement général de l'émergence est proposé dans la *Dialectique de la nature* de F. ENGELS (1875-1876) :

> *« Si nous nous représentons un corps inanimé quelconque divisé en particules de plus en plus petites, il ne se produit tout d'abord aucun changement qualitatif. Mais il y a une limite : si, comme dans l'évaporation, nous parvenons à libérer les molécules isolées, nous pouvons certes, dans la plupart des cas, continuer encore à diviser celles-ci, mais seulement au prix d'un changement total de la qualité. La molécule se décompose en ses atomes, qui ont isolément des propriétés tout-à-fait différentes de celles de la molécule. Dans le cas des molécules qui se composent d'éléments chimiques différents, la molécule composée est remplacée par des molécules ou des atomes de ces corps simples eux-mêmes ; dans le cas des molécules des éléments apparaissent les atomes libres, qui ont des effets qualitatifs tout à fait différents : les atomes libres de l'oxygène à l'état naissant produisent en se jouant ce que les atomes de l'oxygène atmosphérique liés dans la molécule ne réalisent jamais.*
> *Mais la molécule elle-même est déjà qualitativement différente de la masse du corps physique dont elle fait partie. Elle peut accomplir des mouvements indépendamment de cette masse et tandis qu'en apparence celle-ci reste en repos, par exemple des vibrations calorifiques ; elle peut, grâce à un changement de position ou de liaison avec les molécules voisines, faire passer le corps à un état d'allotropie ou d'agrégation différent etc.*
> *Nous voyons donc que l'opération purement quantitative de la division a une limite, où elle se convertit en une différence qualitative : la masse ne se compose que de molécules, mais elle est quelque chose d'essentiellement différent de la molécule, comme celle-ci l'est à son tour de l'atome C'est sur cette différence que repose la séparation de la mécanique, science des masses célestes et terrestres, de la physique, mécanique des molécules, et de la chimie, physique des atomes »* [9].

Le matérialisme dialectique a souvent été perçu comme l'un des principaux courants de la pensée émergentiste - selon laquelle la combinaison d'entités d'ordre inférieur engendre des propriétés nouvelles non déductibles de l'étude des composants individuels.

MORGAN (1927), sans aucun doute influencé plus directement par la « philosophie organiciste » proposée par WHITEHEAD dans *The concept of Nature* (1919), que par le matérialisme dialectique, fait sien le concept d'« organisme », dont la caractéristique première, dans un sens très large, est d'être une entité « sociale » :

> *« (. .) the organism - any organism in the unrestricted sense - is, I make bold to say, a community of members in fellowship each of which is in sympathy with, and of service to, the others, and each of which plays its part in relation to the parts played by other members in the organic whole which is the organism, whatsoever may be its modal status »* [10]

A partir de là, MORGAN distingue des systèmes interprétables mécaniquement comme « résultants », au sens où « with full knowledge of some given phase of the state of affairs (in the system) any subsequent phase could be confidently predicted », et des systèmes dont les qualités « are claimed to be emergent because they are not reducible to, or deducible from, the qualities of organisms of lower status in the hierarchy » [11].

Un peu plus tard, J.H. WOODGER (1932) a contribué de façon extrêmement importante à l'approfondissement de la problématique holiste dans tout le domaine de la biologie en éclairant définitivement les relations entre le « tout » et les « parties ». Selon lui, en effet, il existerait :

> *« two possible types of parts, yielding the possibility of three types of system. Roughly speaking, parts of type 1 would be complexes which do not change when they enter as parts into complexes of higher order than themselves ; parts of type 2 would be complexes which, while remaining of the same order, do change when they enter into the composition of complexes of higher order than themselves. We could then have systems whose parts were all of type 1, systems whose parts were all of type 2, and systems with parts some of which were of one type and some of the other. Now some*

of those who have written about « wholes » seem to have intended to apply the term only to systems whose parts are of type 2 ; and this is clearly a much narrower use of « whole ». [12]

J. NEEDHAM (1937), par la suite, explicitera la position de WOODGER, en retenant trois sortes de relation entre les parties, dites respectivement de type :

1) indépendant
2) fonctionnel
3) existentiel[13].

Nous ne pensons pas déformer la pensée de ces auteurs en affirmant que, d'abord, une partie qui se caractérise par des relations du premier type poursuit ses activités normales, soit quand elle est en relation avec l'ensemble, soit quand elle est isolée[14]. Ensuite, une partie qui possède des relations du deuxième type une fois isolée de la totalité se désorganise sans que cela implique le même sort pour le reste de la totalité. Enfin, une partie qui possède des relations du troisième type, une fois isolée de la totalité, cesse d'exister en tant que telle, en déterminant en même temps la totale désorganisation du système.

Considérer les systèmes comme étant caractérisés seulement par des relations de type « existentiel » entre les composants d'une totalité, équivaut, selon NEEDHAM, à proposer une vision du monde dogmatique et obscurantiste[15], puisque toute analyse serait vouée à l'échec.

En outre, puisque les « limites » n'existent pas dans la nature car les systèmes fermés sont un pur idéal théorique, une fois axiomatisée l'idée que, dans la nature, il existe entre les composants seulement des relations existentielles, on serait obligé d'étendre le concept de « système » à l'univers entier, en rendant du même coup celui-ci inaccessible à la connaissance.

S.C. PEPPER (1926) nous aide à éviter toute une série de malentendus en mettant en évidence l'existence d'au moins deux dimensions sémantiques : d'un côté celle des propriétés de la réalité, la dimension ontologique, et de l'autre côté celle des lois, la dimension épistémologique :

« Accurately speaking, we must first observe, laws can not emerge. Emergence is supposed to be a cosmic affair and laws are descriptions. What emerge are not laws, but what the laws describe... Cosmic events don't deduce or predict one another ; they occur. It is only we who describe them by laws, who also make predictions concerning them by means of our laws. Cosmically speaking, nothing is deducible, and hypothetical emergent qualities or events would be no more peculiar in this respect than the qualities and events that occur on the bed rock level. It is only humanly speaking that anything is deducible. And what are strictly deducible are neither qualities nor events, but laws » [16].

Ce texte suggère que si la propriété d'émergence peut être liée aux qualités de la réalité, il peut en être rendu compte par le fait que les lois d'un certain niveau d'intégration, peuvent éventuellement être « déduites » par ou « réduites » à d'autres lois appartenant à des niveaux d'intégration inférieurs.

En ce qui concerne la prévisibilité éventuelle des lois concernant les phénomènes d'émergence, P. HENLE (1942)[17] et C.G. HEMPEL et P. OPPENHEIM (1948) refusant la dimension ontologique de l'émergence, réduisent celle-ci à un pur contretemps, à un pur « indice » du niveau de nos propres connaissances. Sur ce point HEMPEL et P. OPPENHEIM sont particulièrement explicites :

« (The) emergence of a characteristic is not an ontological trait inherent in some phenomena ; rather it is indicative of the scope of our knowledge at a given time ; thus it has no absolute, but a relative character ; and what is emergent with respect to the theories available today may lose its emergent status tomorrow » [18].

A.B. NOVIKOFF (1945)[19] et J.K. FEIBLEMAN (1954)[20] sont d'un tout autre avis. A dix ans d'intervalle ils ont écrit deux articles que nous estimons comme fondamentaux pour la compréhension de la problématique de l'émergence. Tous deux s'accordent à dire :

- que chaque niveau d'intégration se caractérise par la possession d'au moins une ou plusieurs propriétés émergentes propres à ce niveau (p. 209 et 59 respectivement) ;
- qu'il est impossible de réduire le niveau hiérarchiquement supérieur au niveau inférieur puisque une telle forme d'explication impliquerait la perte des qualités émergentes du niveau supérieur (p. 209 et 62). Ceci n'implique d'ailleurs pas de se dispenser de la connaissance du niveau inférieur, qui est nécessaire, mais pas suffisante (p. 209 et 61) ;
- que chaque niveau d'intégration nécessite des lois appropriées à ce niveau particulier (p. 209 et 64).

La théorie des niveaux d'intégrations, au moins chez ces deux auteurs, ne conduit pas à une excessive valorisation des propriétés du « tout » au détriment des propriétés des « parties » ; en effet selon NOVIKOFF, par exemple :

« The concept of integrative levels recognizes as equally essential for the purpose of scientific analysis both the isolation of parts of a whole and their integration into the structure of the whole. It neither reduces phenomena of higher level of those of a lower » [21].

Cette vision « équilibrée » se retrouve chez FEIBLEMAN, qui souligne la nécessaire multidimensionalité de toute approche scientifique systémique, laquelle veut aborder un niveau d'intégration spécifique : « For an organisation at any given level, its mechanism lies at the level below and its purpose at the level above. *This law states that for the analysis of any organisation three levels are required : its own, the one below and the one above* »[22]. Ce faisant

NOVIKOFF et FEIBLEMAN non seulement contribuent à donner au holisme un contenu conceptuel clarifié, mais en outre ils proposent les fondements d'une méthodologie. Ils fournissent ainsi des clés pour apprécier ce que recouvre le « choix holiste » d'ODUM et le degré de cohérence entre ses concepts et ses méthodes.

FUNDAMENTALS OF ECOLOGY, DE 1953 À 1971
L'évolution de la pensée « holiste » d'ODUM

Le premier chapitre de *Fundamentals of Ecology*, dans les trois éditions, constitue ce que nous pourrions appeler le « manifeste épistémologique » de l'oeuvre, c'est-à-dire l'énoncé du noyau de concepts majeurs qui permet à la fois de découper la réalité phénoménologique d'un point de vue particulier, de choisir certaines méthodologies et d'élaborer des théories scientifiques spécifiques.

Dans la troisième édition, ODUM a modifié l'ordonnancement des chapitres, ce qui n'est pas un hasard, mais révèle vraisemblablement une évolution de la pensée de l'auteur. Chaque édition débute, certes, avec l'analyse de l'écosystème, mais tandis que dans les première et deuxième éditions l'analyse de l'organisation au niveau de la « population » précède celle de la « communauté », la démarche inverse a été choisie dans la dernière édition. Il semblerait qu'après la parution des deux premières éditions, le poids accordé par ODUM au « principle of wholeness » était tel qu'il devenait logiquement nécessaire de traiter du « tout-communauté » avant de considérer la « partie-population ». La primauté de la totalité est telle que même dans la façon de présenter les arguments, l'auteur préfère un itinéraire systématiquement « descendant » à un itinéraire « ascendant ». On peut facilement constater que la base épistémologique de la première édition est beaucoup moins élaborée et approfondie. Au contraire la seconde et la troisième éditions apparaissent bien plus structurées. Il suffit de comparer certains passages clés des trois éditions pour s'en rendre pleinement compte. Dans la première édition, ODUM affirme ainsi que :

> *« Because ecology is concerned as much with the biology of* groups *of organisms (that is populations and communities) as with individual organisms, if not more, it would perhaps be better, and more in keeping with the modern emphasis, to define ecology as the study of the structure and temporal processes of populations, communities, and other ecological systems, and of the interrelations of individuals composing these units »* (souligné par ODUM) (1° ed., p. 4).

Dans la deuxième et la troisième éditions les « individual organisms » disparaissent et sont remplacés par « functional process ». Nous citons le passage correspondant dans son intégrité pour bien faire ressortir la signification profonde de la transformation :

> *« Because ecology is concerned especially with the biology of* groups *of organisms and with functional processes on the lands, in the oceans and in fresh waters, it is more in keeping with the modern emphasis, to define ecology as the study of the structure and function of nature (it being understood that mankind is a part of nature) »* (souligné par ODUM) (2° ed., p. 4 ; 3° ed., p. 3).

La finalité qu'ODUM poursuit ainsi est une approche qui, au moins dans les intentions, ne se limite pas à une analyse par découpage en niveaux d'intégration successifs, mais au contraire fasse ressortir les liens des parties avec le tout, en considérant que les organismes « are intimately linked functionally in ecological systems, according to well defined laws » (pref. 2° ed., p. 9). Dans le prolongement de la vision trophico-dynamique de LINDEMAN, ODUM est à la recherche de la « clarification of the basic energy relationships of the ecosystem as a whole… » (1° ed., p. 89 ; 2° ed., pp. 147-148), en mettant prioritairement en relief les lois qui dirigent les flux énergétiques parmi les différents compartiments d'un écosystème.

Dans la première édition le « manifeste épistémologique » insiste sur les relations qui existent entre l'écologie et les autres disciplines scientifiques, biologiques ou non. La complémentarité de l'écologie et de la génétique est soulignée : puisque « the organism … result of interaction of heredity and environment » la recherche devra s'attacher à définir les influences différentes des « heredity mechanisms » et des « ecological factors » (p. 5) dans les phénomènes étudiées. ODUM souligne aussi les importantes affinités entre l'écologie et la physiologie car « both deal with functions », tant en précisant qu'il existe des différences méthodologiques fondamentales entre ces deux disciplines :

> *« As an illustration of the difference in approach, let us consider the heart. The physiologist is primarily concerned with the mechanism of its contractions and with the nervous, endocrine, and other factors controlling its beat and rate. The ecologist, on the other hand, would be primarily interested in the heart as a possible « physiology-of-the-whole » indicator. That is, the ecologist might wish to use the heart rate as an index of the way in which the organism as a whole responds to some environmental factor, for example, temperature »* (p. 6).

Et enfin, il affirme une propension forte et déclarée pour la physique et la chimie :

> *« In common with all of biology, ecology leans heavily on the physical sciences. Developments in chemistry and physics continually provide new techniques and influence ecological theory »* (Ibidem).

Dans les deux dernières éditions, l'analyse des relations entre l'écologie et les autres branches scientifiques et l'affirmation de la tendance physicaliste disparaissent totalement. Cette analyse est remplacée, d'une manière expli-

cite, par la théorie des niveaux d'organisation accompagnée par un graphique absent dans la première édition (2° ed , pp. 6-7 ; 3° ed., pp.4-5). La théorie des niveaux d'organisation, naturellement, est présente dans la première édition, mais la conscience de son importance et son explicitation ont émergé graduellement. Toutefois, l'idée de l'arbitraire et de l'instrumentalité de cette théorie est présente depuis la première édition :

> *« There are no sharp boundaries between any of these subdivisions which represent ways of looking at ecological problems rather than cut and dried scientific fields. It is merely convenient and profitable to approach the study of ecology from different level of complexity »* (p. 7).

L'auteur s'exprime de façon semblable dans la deuxième et la troisième éditions en ce qui concerne le caractère selon lui arbitraire de la théorie des niveaux d'organisations :

> *« It is important to note that no sharp lines or breaks were indicated in the above « spectrum », not even between the organism and the population. Since introductory biology courses usually stop abruptly with the organism, and since in dealing with man and higher animals we are accustomed to think of the individual as the ultimate unit, the idea of a continuous spectrum may seem strange at first However, from the standpoint of interdependance, interrelations and survival, there can be no sharp break anywhere along the line. The individual organism, for example, can not survive for long without its population any more than the organ would be able to survive for long without its organism. Similarly, the community can not exist without the cycling of materials and the flow of energy in the ecosystem »* (2° ed., pp. 6-7 ; 3° ed., p. 5).

Ainsi la tentative d'Odum de fonder une approche holiste (qualificatif qui apparaît seulement dans la troisième édition), se concrétise avant tout par l'affirmation de l'emboîtement fonctionnel des niveaux d'intégration correspondant aux concepts d'écosystème, de communauté et de population. Mais la définition même du concept d'écosystème évolue entre la première et la troisième édition. Initialement l'écosystème est ainsi défini par Odum :

> *« Living organisms and their nonliving (abiotic) environment are inseparably interrelated and interact upon each other. Any entity or natural unit that includes living and non living parts interacting to produce a stable system in which the exchange of materials between the nonliving parts follow circulars paths is an ecological system or ecosystem The ecosystem is the largest functional unit in ecology, since it includes both organisms (biotic communities) and abiotic environment, each influencing the properties of the other and both necessary for maintenance of life as we have it on the earth. A lake is an exemple of an ecosystem »* (1° ed., p.9 ; 2° ed., p.10).

Tandis que la deuxième édition propose presque la même définition, si on excepte le fait que l'écosystème n'est plus défini comme « stable system » (modification non négligeable), la troisième édition introduit explicitement les concepts de flux d'énergie et de structure trophique ; se trouve ainsi avancée l'idée que le tout existe en tant qu'entité structurée :

> *« Living organisms and their nonliving (abiotic) environment are inseparably interrelated and interact upon each other. Any unit that includes all of the organisms (i.e., the « community » in a given area interacting with physical environment so that a flow of energy leads to clearly defined trophic structure, biotic diversity, and material cycles (i.e., exchange of materials between living and nonliving parts) within the system is an ecological system or ecosystem ... The ecosystem is the basic functional unit in ecology, since it includes both organisms (biotic communities) and abiotic environment, each influencing the properties of the other and both necessary for maintenance of life as we have it on the earth »* (p. 8).

Odum propose ainsi une définition de l'écosystème bien plus élaborée que celle de Tansley. Sans doute y a t-il une profonde convergence sur le fait que les deux auteurs prétendent définir les unités-entités fondamentales de la nature, mais Odum se place dans une perspective, qui, au moins dans les intentions, est clairement « émergentiste », tandis que le concept d'écosystème de Tansley s'insère dans une perspective explicitement anti-émergentiste.

En effet, lorsque Odum dans le chapitre « Introduction to population and community ecology », analyse les concepts de « population » et de « communauté » en utilisant la métaphore typiquement holiste de la forêt, il rattache cette analyse à la théorie de l'émergence :

> *« (The) important point to stress is that the population and community are real entities, even though one cannot usually pick them up and put them in the collecting kit as one would collect an organism. They are real thing. because these group units have* characteristics additional to the characteristics of the individuals composing them. *The forest is more than a collection of trees. The whole is not simply a sum of the parts ... »* (souligné par Odum) (1° ed., p.88 ; 2° ed., p.146 ; 3° ed., en partie intégrée dans le premier chapitre) [23].

Mais ce faisant, l'auteur se prépare à tomber dans une grave contradiction logique, qui le conduira à confondre le concept de « propriétés collectives » avec celui de « propriétés émergentes », comme le montrent ses définitions des concepts de population et de communauté.

Odum définit la population de la façon suivante :

> *« The population, which has been defined as a collective group of organisms of the same or closely associated species occupying a particular space, has various characteristics which, although best*

expressed as statistical functions, are the unique possession of the group and are not characteristic of the individuals in the group. Some of these properties are : density, natality (birth rate), mortality (death rate) age distribution, biotic potential, dispersion, and growth form » (1[e] ed., p. 91 ; 2[e] ed., p.149 ; 3[e] ed., p.172).

La définition de la communauté suit la même structure logique :

« A biotic community is any assemblage of populations living in a prescribed area or physical habitat ; it is a loosely organized unit to the extent that it has characteristics additional to the individual and population components » (1[e] ed., p. 181 ; 2[e] ed., p. 245 ; 3[e] ed., p. 140)[24].

Dans ces deux définitions, sont évoquées des propriétés qui concernent le groupe (système, totalité, niveau d'intégration supérieur) et ne concernent pas les individus (composants, parties, niveau d'intégration inférieur) qui le composent. ODUM ne précise pas s'il considère ces propriétés comme « collectives » ou comme « émergentes ». Or il s'agit d'une différence fondamentale, non perçue par ODUM : par définition les propriétés émergentes d'un niveau d'intégration donné ne peuvent pas être déduites à partir de l'étude de ses composants, tandis que les propriétés collectives, même non caractéristiques des individus en tant que fonctions statistiques, sont déductibles par la somme des caractéristiques de tous les individus d'une population ou d'une communauté

Une analyse de SALT (1979) nous aide à éclaircir ce point fondamental :

« (The) age-class structure of a population is a result of the combined ages of all the individuals which make up the population Similar remarks could be made about such other properties as the birth rate and death rate of a population. For communities, the species diversity index represents a summation of the proportional contribution of each of the individual species populations. In all these cases, the property is determined through an examination of the characteristics of the components of the ecological unit. Such properties are therefore not emergent, but collective » [25].

Les définitions des propriétés collectives et des propriétés émergentes formellement analogues cessent de l'être lorsqu'on aborde le plan méthodologique. L'explication d'une propriété fera appel à des méthodes différentes selon qu'elle est collective ou émergente. Les propriétés collectives peuvent déjà être comprises avec la stratégie classique de recherche, à savoir la méthode analytique additionnelle (c'est-à-dire, décomposer un objet complexe en ses composants et extrapoler, à partir d'eux, par la somme, les caractéristiques de l'objet dans sa totalité) tandis que l'étude des propriétés émergentes nécessite des méthodes sans doute profondément différentes.

A ce stade de l'analyse, nous nous trouvons devant la nécessité d'introduire la thèse fondamentale de la discrimination entre les domaines sémantiques de l'ontologie (la vision du monde, cette sorte de « pari » sur la structure de la réalité qui fonde toute forme de recherche de la connaissance), de la méthodologie (la stratégie de recherche) et de l'épistémologie (les relations existant entre les théories et les lois des différentes niveaux d'intégrations). Cette thèse a été proposée pour la première fois par F.J. AYALA dans son texte *The studies of Philosophy of Biology* (1974)[26] et, plus récemment, à travers des concepts substantiellement semblables, par E. MAYR (1982 ; 1988)[27] et par S. AMSTERDAMSKI (1986)[28]. La discrimination entre les différents domaines sémantiques est appliquée par AYALA au domaine du réductionnisme. Elle représente une première et fondamentale avancée pour ce qui concerne l'éclaircissement du débat « holisme-réductionnisme », car elle limite les risques d'incompréhension et les malentendus. Pourtant c'est notre conviction qu'une telle discrimination sémantique démontre toute sa valeur heuristique lorsqu'elle vient s'appliquer aussi au domaine du holisme.

ODUM, dans les deux dernières éditions, accentue son élaboration épistémologique en prenant en considération les rapports qui existent entre les théories relatives à différents niveaux d'intégration : « no one level is any more or less important, or any more or less deserving of scientific study than any other level » (2[e] ed., p. 7 ; 3[e] ed., p. 5). Cette position représente la base de la représentation généralement admise comme « holisme épistémologique » ; cette position s'oppose au « réductionnisme épistémologique » selon lequel les théories et les lois concernant les niveaux d'intégration particuliers peuvent être « réduits », « expliqués » dans les termes de théories, de lois qui appartiennent à des secteurs plus « fondamentaux » de la science[29]. Le refus du réductionnisme épistémologique par ODUM se concrétise dans l'affirmation suivante : « *the findings at any one level* aid in the study of another level, but never completely explain the phenomena occuring at that level » (souligné par ODUM) (2[e] ed., p. 7 ; 3[e] ed., p. 5).

Dans la troisième édition poursuivant son analyse, ODUM approfondit plus encore sa conception concernant les relations entre lois et théories relatives à différents niveaux d'intégrations, et il explicite encore mieux son holisme épistémologique :

« In other words, not all attributes of a higher level are predictable if we know only the properties of the lower level. Just as the properties of water are not predictable if we know only the properties of hydrogen and oxygen, so the characteristics of ecosystems cannot be predicted from knowledge of isolated populations ; one must study the forest (i.e., the whole) as well as the trees (i.e., the parts). FEIBLEMAN (1954) has called this important generalization in the « theory of integrative levels »[30].

Ces affirmations impliquent une conception généralement connue comme la « théorie de l'émergence », qui, comme nous l'avons vu, représente *le noyau logique et ontologique* de la « théorie des niveaux d'intégration ». Nous tenions à souligner qu'un écologue comme ODUM a ressenti la nécessité de se référer à un philosophe de la science comme J.K. FEIBLEMAN (1954, - Theory of integrative levels, *The British Journal for the Philosophy of Science*, 5 : 59-66). ODUM, pour structurer sa propre approche, reprend des concepts typiquement philosophiques dans une discipline scientifique comme l'écologie et les officialise avec plusieurs décennies de retard par rapport aux derniers débats philosophiques sur le sujet.

En passant maintenant à l'analyse de l'approche méthodologique préconisée par ODUM, et dont on peut penser qu'elle doit permettre une mise en oeuvre de la recherche conforme aux énoncés ontologiques de caractère holiste, il faut relever que l'auteur, dans le chapitre « Systems ecology : the systems approach and mathematical model in ecology » de la troisième édition, met en avant une forme d'analyse des systèmes présentée comme suit :

« As the formalized approach to holism, systems ecology is becoming a major science in its own right for two reasons : (1) extremely powerful new formal tools are now available in terms of mathematical theory, cybernetics, electronic data processing, and so forth, and (2) formal simplification of complex ecosystems provides the best hope for solutions to man's environmental problems that can no longer be trusted to trial-and-error, or one-problem-one-solution, procedures that have been chiefly relied on in its past » (p. 276).

ODUM fait donc de la cybernétique son cheval de bataille. Son intention est de proposer un modèle holiste - c'est-à-dire un modèle qui prend en considération « the ecosystem as a whole » (1° ed. p. 89 ; 2° ed. p. 148). Mais en utilisant le modèle cybernétique, il se met paradoxalement, dans une position contradictoire vis-à-vis de ses propres thèses épistémologiques de base. Le passage suivant, et la figure qui lui est associée, sont de ce point de vue d'une importance capitale :

« Ability to describe and predict behavior of ecological systems by the use of models depends largely on a principle of all systems : that of hierarchical organization *(or principle of integrative levels). This principle, discussed in chapter 1, states simply that it is not necessary to understand precisely how a component of a system is structured from simpler subcomponents in order to predict how it will behave. Thus, it is not necessary to have full comprehension of biochemistry in order to describe the physiology of cells, nor is it necessary to understand physiology completely in order to describe the dynamics of animal populations. The concept of hierarchical organization is illustrated in figure 1 in terms of "black boxes" »*

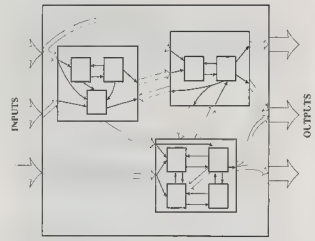


FIG. 1. Processes and structures in ecological systems can be thought of as « black boxes » consisting of simpler black boxes, in a hierarchy of complexity. This diagram shows three levels of organization. By observing the input-output relationship for any box, one may be able to predict its behavior without understanding how it is put together from simpler components (p. 277)[3].

ODUM pense que les modèles cybernétiques seraient en mesure de respecter la complexité de l'organisation hiérarchique, tout en permettant une certaine « économie » dans l'effort d'analyse. Mais ODUM fait une erreur d'appréciation, car sa référence à FEIBLEMAN n'a de sens que si les modèles proposés sont en mesure de prendre en considération et d'expliquer les propriétés émergentes.

Certes les modèles de type cybernétique considèrent les boucles de rétroaction (feed-back loops) existantes entre sous-systèmes d'un même niveau et l'interdépendance hiérarchique des feed-backs qui connectent les différents niveaux d'organisation, mais ces modèles ne nous éclairent pas sur quel ou quels niveaux d'intégration doivent être pris en considération dans le but d'expliquer une propriété émergente observée à un niveau donné. Ce faisant, ODUM gomme toute problématique véritablement holiste.

Ensuite, il faut souligner qu'avec les modèles cybernétiques les entrées à prendre en considération, à chaque niveau d'organisation, sont les résultats d'un choix *a priori* qui risque d'être arbitraire. ODUM, en effet, affirme que :

« Contrary to the feeling of many skeptics when it comes to modelling complex nature, information about only a relatively small number of variables is often a sufficient basis for effective models because « key factors » ... often dominate or control a large percentage of the action » (3° ed., p.7).

Etre un « élément clé » n'est pas une caractéristique ontologique, fixe, déterminée une fois pour toute, mais

c'est plutôt une caractéristique contextuelle. Seulement, en arrêtant la variable temps[32] et en interrompant le réseau interactionnel on peut abstraire un élément du système et le définir *a priori* comme un élément clé ou non-clé. Il y a ici un glissement de la pensée d'ODUM, subtil mais tout-à-fait fondamental. En effet, en laissant entendre qu'une totalité complexe peut être correctement comprise par la seule prise en compte de composantes essentielles, du fait de leur dominance dans le réseau trophique ou de leur fonction de contrôle, ODUM semble affirmer qu'une approche est holistique simplement parce qu'elle n'a pas besoin d'analyser toutes les composantes d'un système pour le comprendre dans sa totalité. Il est donc légitime de penser qu'ODUM assimile réductionnisme et exhaustivité. Mais en réalité, ce qu'il propose c'est une simplification. S'il est indéniable qu'un modèle est nécessairement simplificateur, sa valeur peut être ensuite réductionniste ou holiste.

Enfin, les modèles cybernétiques, potentiellement globalistes en ce qui concerne la prise en compte des variables des systèmes écologiques, sont utilisés dans un but épistémologiquement réductionniste. De tels modèles sont utilisés pour décrire les réseaux trophiques de l'écosystème du point de vue énergétique, et du point de vue des cycles de matière. Le prototype de cette forme d'analyse revient à HUTCHINSON. LINDEMAN formalise et approfondit cette analyse, tandis que B.C. PATTEN (1972) et H.T. ODUM (1982) parviennent au maximum de sophistication.

Ce type d'analyse, légitime lorsqu'on veut considérer la dimension énergétique et celle des flux de matière à l'intérieur des écosystèmes, devient tout à fait illégitime, réducteur, obscurantiste lorsqu'il est perçu comme l'unique véritable forme d'analyse des écosystèmes. Cette tendance exclusive en pratique va jusqu'à considérer comme un épiphénomène le fait qu'elle détruit la spécificité structurelle et fonctionnelle des niveaux considérés.

On pourrait penser que tout cela est un débat dépassé, hors du temps, parce qu'aujourd'hui la démarche systémique en biologie et en écologie a trouvé ses outils. A notre avis cela n'est pas exact. L'état de la discipline écologique, en ce qui concerne l'approche méthodologique holiste, a récemment été très bien décrit par C. LOEHLE (1988) :

> « *Unfortunately, holism means at least the following four things in ecology .*
>
> *1) The view that ecosystems are integrated, interconnected systems with their own laws and organizational principles. It is not necessarily denied that reductive explanations are possible, but merely that they are so impractical that the higher level system should be studied phenomenologically*
>
> *2) The practice of embedding a problem in larger context. Thus when designing a waste-treatment pond, holism might mean keeping in mind that migratory ducks might use the pond and be killed. It is this type of holism that ecologists complain is lacking in civil engineers and urban planners.*
>
> *3) A black box approach which includes questions such as : What is the nutrient loss response of a whole watershed to acid rain? The watershed is treated as an input-output system without detailed concern for mechanisms or particular species. This is an empirical approach that does not necessarily seek laws or principles (in contrast to 1).*
>
> *4) Detailed systems analysis such as ecosystem models that are mechanism oriented. This approach is holistic because it includes all components and processes* »[33].

A strictement parler, seule la première définition coïncide à certains égards avec la théorie de l'émergence, telle qu'elle est proposée par FEIBLEMAN et NOVIKOFF. La deuxième définition peut être acceptée comme holiste, mais seulement en un sens très large. Malheureusement, ni la première ni la deuxième définition ne peuvent se concrétiser dans une réelle méthodologie systémique. En effet, la première se résout en un avertissement quant aux limites du réductionnisme épistémologique, alors que la deuxième est méthodologiquement parlant tout-à-fait triviale. La troisième définition coïncide avec les modèles cybernétiques proposés par ODUM et la quatrième confond le holisme avec une approche qui recherche l'exhaustivité (idéal théorique irréalisable).

CONCLUSIONS

Dans l'ouvrage d'ODUM coexistent, au moins jusqu'à un certain point, les deux « âmes » présentes dans l'histoire de l'écologie : la composante systémique, globaliste, holiste, dominante chez CLEMENTS, PHILLIPS, ALLEE et les autres auteurs du groupe de Chicago, et la composante réductionniste de l'écologie représentée par TANSLEY, HUTCHINSON, LINDEMAN et MARGALEF. La médiation entre ces deux visions du monde, leurs méthodologies et leurs épistémologies est très difficile à réaliser, peut-être même impossible. L'interprétation erronée, faite par ODUM, des propriétés collectives de la communauté et de la population entendues comme propriétés émergentes est la démonstration plus éclatante de cette aporie.

L'écosystème est interprété essentiellement selon une optique énergétique, telle que l'a conçue LINDEMAN, accompagnée par une ontologie holiste qui trouve dans le concept de propriétés émergentes son noyau fondamental. Alors, c'est cette conception « émergentiste » que l'approche réductionniste désavoue, soit sur le plan ontologique, soit sur le plan méthodologique, soit sur le plan épistémologique.

Selon le réductionnisme dans le domaine ontologique, la dernière réalité d'un quelconque niveau d'intégration pris en considération est constituée par les unités discrètes du niveau inférieur à celui considéré. Sur le plan méthodologique, les propriétés d'un niveau d'intégration donné peuvent être prévues et/ou expliquées à partir de ses com-

posants : c'est le cas des bilans énergétiques des écosystèmes, issus de la démarche de LINDEMAN qui utilise une approche méthodologique tout à fait analytique-additionnelle. Au niveau épistémologique, les lois des niveaux d'intégration relatives à la biologie doivent être remplacées par des lois appartenant à des niveaux plus fondamentaux, c'est-à-dire, en fin de compte, appartenant à la biophysique ou même à la chimie et à la physique. En revanche, selon le holisme ontologique chaque niveau d'organisation a une valeur en soi, car il se caractérise par l'acquisition de nouvelles (une ou plusieurs) propriétés émergentes qui en augmentent la complexité. Sur le plan méthodologique le holisme ne peut pas se limiter à une forme d'étude analytique-additionnelle du niveau d'intégration inférieur, mais doit prendre en compte au moins trois niveaux d'intégrations. Enfin au niveau épistémologique, selon le holisme, il n'y a pas des secteurs de la science auxquels les autres secteurs doivent être réduits.

La position d'ODUM peut être définie comme cryptoréductionniste, car tout en s'appuyant sur une vision holiste aux niveaux ontologique et épistémologique, l'auteur se révèle purement réductionniste au plan méthodologique. Il est vraiment paradoxal qu'un auteur comme ODUM aussi fortement engagé sur le front du holisme épistémologique, se limite à lire l'écosystème essentiellement en termes énergétiques. Cela signifie que si la tendance physicaliste, à partir de la deuxième édition, cesse d'être explicitement affirmée, elle reste quand même un « dépôt permanent » dans les trois éditions. Dans cette démarche, la cybernétique est l'instrument utilisé pour hyper-simplifier l'écosystème, en le réduisant à la prise en compte de composantes assurant le plus gros des transferts d'énergie et à quelques supposés facteurs-clés.

La « théorie des niveaux d'intégration » définie par FEIBLEMAN est beaucoup plus complexe que celle qu'a proposée ODUM. FEIBLEMAN affirme, en effet, que les niveaux à prendre en considération dans l'analyse d'un niveau d'intégration donné sont au moins au nombre de trois : évidemment le niveau qui a été choisi comme objet prioritaire d'étude, et les deux niveaux immédiatement supérieur et inférieur. Cela peut paraître aller de soi, mais combien de travaux d'écologie ont explicitement suivi cette démarche ? Comprendre, par exemple, la « structure » des populations nécessite la connaissance de la croissance, du développement, de la physiologie, du comportement, etc., des individus qui les composent. En même temps on doit connaître également la composition des communautés dans lesquelles s'insèrent les populations, de telle façon qu'il soit possible de connaître leur « fonctionnement ». Ne serait-ce que parce que la plupart des populations dépendent d'autres populations pour se nourrir ou pour servir de proies. Cette démarche ne nie pas l'importance de l'étude des niveaux d'intégration inférieurs, mais elle affirme en même temps la légitimité et la nécessité d'une analyse phénoménologique du niveau choisi comme objet prioritaire d'étude, et elle affirme tout autant le caractère indispensable d'une prise en compte du niveau d'intégration supérieur. Seule cette approche méthodologiquement intégrative mérite, à notre avis, le qualificatif de holiste.

NOTES

1) A partir de cette considération CLEMENTS (1916.– *Plant Succession*, Carnegie Institution, Washington, Publ. 242) a formulé le concept de « climax » entendu comme formation végétale parvenue à maturité. J PHILLIPS (1931 ; 1934 , 1935) a été l'un des défenseurs les plus actif de l'organicisme de CLEMENTS. Les excès de PHILLIPS ont provoqué une vive réaction de TANSLEY (1935) et l'invention par celui-ci du concept d'écosystème.

2) TANSLEY, A., 1935.– The use and abuse of vegetational concepts and termes, *Ecology*, 16, 3, 284-307. Trad. fr. dans DROUIN, J. M., *La Naissance du concept d'écosystème*. Université Paris-1, Thèse de Doctorat, 1984. Voir aussi WORSTER, D., 1977 ; ACOT, P., 1988 ; DELEAGE, J.-P., 1991 , DROUIN, J. M., 1991

3) ALLEE, W.C., EMERSON, A.E., PARK, O , PARK, T., & SCHMIDT, K.P., 1949. *Principles of Animal Ecology*, W.B. SAUNDERS Company, Philadelphia and London. Cet ouvrage, designé aussi par l'acronyme (A.E.P.P.S.) du nom des auteurs, a malheureusement vu son succès limité par celui du livre d'ODUM

4) Le terme « cybernétique » a été créé par N WIENER (1948) à partir du mot grec *kubernetes* qui signifie « pilote », en se référant à l' « action de gouverner, de diriger ». Ce terme est connu pour la première fois dans *Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine*, M.I.T. Press, Cambridge, (Mass.).

5) MARGALEF, R., 1957.– La theoria de la informacion en ecologia, *Mem Roy Acad Barcelona*, 32, 13 : 373-449 ; 1968.– *Perspectives in Ecological Theory*, University of Chicago Press. Il faut souligner que l'objet d'analyse de MARGALEFF n'était pas tant les systèmes écologiques, en eux-mêmes que les individus qui les composent (p. 4). Voir aussi BOUCHE., M., 1990.

6) ENGELBERG, J. & BOYARSKY, L.L. (1979.– The Noncybernetic Nature of Ecosystems, *The American Naturalist*, 114 : 317-324) définissent un système cybernétique comme un système dans lequel « the action of one element of the system ultimately exerts an influence upon every other element of system. We may say, therefore, that there exists links between all the elements of the system » (p. 317). Ils refusent l'idée que la nature de l'écosystème (et de la biosphère) soit cybernétique, puisque « that a system contains one or more feedback loops does not in itself means that it is a cybernetic system ... It is only when such loops systematically an integratively invest all parts of a system via an information network that a system becomes « cybernetic » » (p. 320). Ils rejettent l'analogie entre organismes et écosystèmes à cause de l'absence chez ces derniers d'un réseau d'information permanent (pp. 321, 322).

KNIGHT, R.L. & SWANEY, D.P. (1981.– In Defense of Ecosystems, *The American Naturalist*, 117 : 991-992) s'opposent à cette analyse car ils voient dans les réseaux trophiques et dans les cycles de la matière un réseau typique d'information à l'intérieur de l'écosystème.

JORDAN, C.F. (1981 – Do Ecosystems Exist ?, *The American Naturalist*, 118 : 284-287) considère que les relations mutualistes dans une forêt tropicale représentent un réseau d'informations qui permet sa survie et en font donc un système réel

PATTEN, B.C. and ODUM, E.P. (1981.– The Cybernetic Nature of Ecosystems, *The American Naturalist*, 118, 886-895) comme ENGELBERG & BOYARSKI, refusent l'association des concepts d'organisme et d'écosystème, mais réaffirment la nature cybernétique des écosystèmes en considérant le réseau d'information constitué par tous les facteurs, processus et interactions (gravité, conservation, dissipation, facteurs limitants, phéromones ..) qui régulent la transformation des flux de matière et d'énergie.

7) ODUM, E.P., 1971.– *Fundamentals of Ecology*, W.B. Saunders Company, Philadelphia, p VII.

8) Le mot « holisme » dérive du terme grec *olos* qui signifie « totalité ». Généralement la paternité de l'invention du terme « holisme » est attribuée à J. SMUTS (1926.– *Holism and Evolution*, New-York, McMillan). Unique voix discordante, celle de E. CASSIRER qui indique J.B.S. HALDANE comme l'inventeur du mot, lequel aurait été

forgé pendant une allocution présidentielle à la section physiologique de l'Association Britannique, à Dublin, en 1908

9) ENGELS, F., 1875.– *Dialectique de la Nature*, Ed. Sociales, Paris, p. 7 (tr. fr. 1968). En réalité la première édition a été imprimée en 1925, en russe, mais les esquisses préliminaires datent de 1875-1876. Jusqu'à présent on n'a pas suffisamment remarqué qu'il y a deux acceptions de l'émergence dans le matérialisme dialectique : l'acception classique qui concerne des propriétés résultant des relations entre des composants de nature différente (par exemple en chimie $H_2 + 1/2\ O_2 \rightarrow H_2O$), et une seconde acception qui concerne des propriétés résultant de l'addition d'un plus ou moins grand nombre de composants du même genre (par exemple en chimie $O_2 + 1/2\ O_2 \rightarrow O_3$)

10) MORGAN, C.L., 1927.– A Concept of the Organism, Emergent and Resultant, *Proceedings of the Aristotelian Society*, XXVII (Feb.), 141-176, p. 146. Il est intéressant de remarquer que MORGAN, de toute façon, refuserait ce que nous pourrions appeler « holisme ontologique radical » : « ... so far as I can judge the empirical evidence up to date does not justify the extension of the notion of fellowship, in the same sense, to the whole of nature. If that be what Holism means, I, for one, cannot subscribe to this cardinal article in its creed » (p. 175). Pour informations ultérieures sur les différents domaines du débat holisme-réductionnisme voir : BERGANDI, D., 1991 L'olismo tra filosofia e metodologia scientifica, *Methodologia*, Edizioni Espansione, Roma, 9 : 57-83.

11) *Ibidem* p.145.

12) WOODGER, J.H., 1932 – Some Apparently Unavoidadable Characteristics of Natural Scientific Theory, *Proceedings of the Aristotelian Society*, XXXII (Feb.), 95-120 : p 118.

13)NEEDHAM, J., 1937.– *Integrative Levels . a Revaluation of the Idea of Progress*, Clarendon Press, Oxford, p. 16

14) En étant plus rigoureux dans ce cas on ne peut parler ni de système, ni de totalité organique.

15) NEEDHAM, J., 1937.– *Integrative Levels . a Revaluation of the Idea of Progress*, ouv. cit., p. 16.

16)PEPPER, S.C., 1926. Emergence, *The Journal of Philosophy*, XXIII, 9, (Apr.), 241-245 : pp. 242-243.

17) HENLE, P., 1942.– The Status of Emergence, *The Journal of Philosophy*, 39 : 486-493, pp. 491-492

18) HEMPEL, C.G. & OPPENHEIM, P., 1948.– Studies in the Logic of Explanation, *Philosophy of Science*, 15 . 1, (Apr.), 135-157, pp. 150-151.

19) NOVIKOFF, A.B., 1945.– The Concept of Integrative Levels and Biology, *Science*, 101 : 2618, (Mar.), pp. 209-215

20)FEIBLEMAN, J.K., 1954.– Theory of Integrative Levels, *The Brush Journal for the Philosophy of Science*, 5 : pp. 59-66

21) NOVIKOFF, A.B., 1945.– The Concept of Integrative Levels and Biology, ouv. cit., p. 209.

22) FEIBLEMAN, J K , 1954.– Theory of Integrative Levels, ouv. cit., p. 61.

23) Selon l'auteur, les niveaux d'intégrations sont une sorte d'abstraction méthodologique tout à fait fructueuse, au point que l'on peut les considérer, au niveau épistémologique, comme des entités réelles.

24) Dans la troisième édition la référence à la théorie de l'émergence est explicite : ODUM après avoir défini la communauté ajoute « ...(see principle of integrative levels p.6) ».

25) SALT, G.W., 1979.– A comment on the use of the term *emergent properties*, *The American Naturalist*, 113 : 145-149, p 145. La confusion entre propriétés collectives et propriétés émergentes vient de JOHN ODUM, en suivant W.C. ALLEE et al., (1949, p. 264), s'approprie de la définition donnée par PEARL, R. (1937, On Biological Principles affecting Populations : Human and Other, *The American Naturalist*, 71 : pp. 50-68).

26) AYALA, F. & DOBZHANSKY, Th. (eds), 1974.– *Studies in the Philosophy of Biology : Reduction and related Problems*, University of California Press, Berkeley. Introduction, pp. VIII-IX

27) MAYR, E., 1982.– *The Growth of Biological Thought Diversity, Evolution and Inheritance*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, pp. 59-63 ; (1988) *Toward a new Philosophy of Biology*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, pp. 10-11.

28) AMSTERDAMSKY, S , 1986.– *Tra la storia e il metodo*, Ed. Theoria, Napoli, pp. 36, 38 et 39

29) AYALA, F and DOBZHANSKY, Th. (eds.), 1974.– *Studies in the Philosophy of Biology : Reduction and related Problems*, ouv. cit., Introduction, p. IX

30) ODUM, E.P., 1971.– *Fundamentals of Ecology*, ouv. cit., pp. 5-6. A noter que ce passage n'apparaît pas ni dans la première ni dans la seconde édition.

31) Ce chapitre plus spécialisé n'a pas été écrit par ODUM mais par C.J. WALTERS. De toute façon, l'introduction au chapitre écrite par ODUM - dont nous avons donné un extrait -, le renvoi, fait par WALTERS au manifeste épistémologique de l'ouvrage contenant la théorie des niveaux d'intégration et la présence des modèles cybernétiques dans toute le texte, démontrent la continuité de ce chapitre avec le reste de l'ouvrage.

32) Pour ce qui concerne l'absence de la variable temps dans le modèle écosystémique d'ODUM, BLANDIN, P. et LAMOTTE, M. (1989.– L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques, *Atti del 3° Congresso Nazionale della Società Italiana di Ecologia*, Siena, 34-48, p 37) affirment que : « la non spatialité du concept d'écosystème s'accompagne d'une non localisation dans le temps : l'écosystème d'ODUM est sans lieu et sans histoire ». De même TAYLOR, P.J. et BLUM, A.S. (1991.– Ecosystem as Circuits : Diagrams and the Limits of Physical Analogies, *Biology and Philosophy*, 6 : 275-294, p.284) en traitant les diagrammes des flux d'énergie de H.T. ODUM (auteur de la plupart des modèles énergétiques du texte de E.P ODUM) soutient que : « In ODUM's ecosystem diagrams, however, space and time remain virtually unrepresented. The separation of trophic compartments is not intented to connote the spatial location of the plants, herbivores, and so on. The flow occur in time, but are constant. Like all equibrial formulations they show no history or prospect for change. The only spatial reference, beside the sunlight entering at an angle from above, is to inside and outside. The whole system is inside the frame, and each trophic compartment is contained within a box ».

33) LOEHLE, C., 1988.– Philosophical Tools : Potential Contribution to Ecology, *Oikos*, 51, 1, 97-104, pp. 100-101.

BIBLIOGRAPHIE

ACOT, P., 1988.– *Histoire de l'écologie*, PUF, Paris.

AMSTERDAMSKI, S., 1986.– *Tra la storia e il metodo*, Ed. Theoria, Napoli.

AYALA, F. & DOBZHANSKY, Th. (eds.), 1974 – *Studies in the Philosophy of Biology : Reduction and related Problems*, University of California Press, Berkeley.

BERGANDI, D., 1991 – L'olismo tra filosofia e metodologia scientifica, *Methodologia*, Edizioni Espansione, Roma, 9 : 57-83.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1989.– L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques, *Atti del 3° Congresso Nazionale della Società Italiana di Ecologia*, Siena : 34-48.

BOUCHE, M., 1990.– *Ecologie opérationnelle assistée par ordinateur*, Masson, Paris.

CASSIRER, E., 1946.– *Structuralism in Modern Linguistic*, Word Journal of the Linguistic Circle of New-York, New-York

CLEMENTS, F.E., 1916.– *Plant succession*, Carnegie Institution, Washington, Publ. 242.

DELEAGE, J.-P., 1991.– *Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature*, La Decouverte, Paris.

DROUIN, J.-M., 1984.– *La Naissance du concept d'écosystème*, Université Paris-1, These de Doctorat

DROUIN, J.-M., 1991.– *Réinventer la nature*, Desclée de Brouwer, Paris.

EDSON, M M. *et al.*., 1981.– *Emergent Properties* and Ecological Research, *The American Naturalist*, 118 · 593-596

ENGELBERG, J. & BOYARSKY, L.L., 1979.– The Noncybernetic Nature of Ecosystems, *The American Naturalist*, 114 : 317-324.

ENGELS, F., 1875.– *Dialectique de la Nature*, Ed. Sociales, Paris.(Trad. fr. 1968).

FEIBLEMAN, J.K , 1954.– Theory of Integrative Levels, *The British*

Journal for the Philosophy of Science, 5 : 59-66.
GLEASON, A.E., 1926.– The individualistic concept of the plant association,*Torrey Bot Club Bull.*, 53 : 7-26
HEMPEL, C.G. & OPPENHEIM, P, 1948.– Studies in the Logic of Explanation, *Philosophy of Science*, 15 : 135-157
HENLE, P., 1942.– The Status of Emergence, *The Journal of Philosophy*, 39 : 486-493.
HUTCHINSON, G.E., 1941.– Limnological studies in Connecticut : 4, Mechanism of intermediary metabolism in stratified lakes, *Ecol. Monogr.*, 2 : 21-60
JORDAN, C.F., 1981.– Do Ecosystems Exist ?, *The American Naturalist*, 118 : 284-287.
KNIGHT, R.L. & SWANEY, D P., 1981.– In Defense of Ecosystems, *The American Naturalist*, 117 : 991-992.
LEWES, G.H., 1875.– *Problems of Life and Mind*, London
LINDEMAN, R.L., 1942.– The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, 23 : 399-418. (Trad. fr. : dans DROUIN, J M., *La Naissance du concept d'écosystème*, Université Paris-1, These de Doctorat, 1984).
LOEHLE, C., 1988.– Philosophical Tools : Potential Contribution to Ecology, *Oikos*, 51 : 97-104.
MARGALEF, R., 1957.– La theoria de la informacion en ecologia, *Mem Roy. Acad Barcelona*, 32 : 373-449.
MARGALEF, R., 1968.– *Perspectives in Ecological Theory*, University of Chicago Press.
MAYR, E., 1982.– *The Growth of Biological Thought. Diversity. Evolution and Inheritance*, The Bellknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
MAYR, E., 1988.– *Toward a new Philosophy of Biology*, The Bellknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
MORGAN, C.L., 1922.– *Emergent Evolution*, Henry Holt & Company, New-York.
MORGAN, C.L., 1927.– A Concept of the Organism, Emergent and Resultant, *Proceedings of the Aristotelian Society*, XXVII (Feb.), 141-176
NEEDHAM, J., 1937.– *Integrative Levels : a Revaluation of the Idea of Progress*, Clarendon Press, Oxford.
NOVIKOFF, A.B., 1945.– The Concept of Integrative Levels and Biology, *Science*, 101, 2618, (Mar.) : 209-215.
ODUM, E.P., 1953.– *Fundamentals of Ecology*, W.B. Saunders Company, Philadelphia.
ODUM, E.P., 1959.– *Fundamentals of Ecology*, W.B. Saunders Company, Philadelphia
ODUM, E.P., 1971.– *Fundamentals of Ecology*, W.B. Saunders Company, Philadelphia.
ODUM, H.T., 1982.– *Systems Ecology : An Introduction*, John Wiley, New York.
PATTEN, B C. (ed.), 1972.– *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, vol. 2, Academic Press, New York.
PATTEN, B.C. and ODUM, E. P., 1981.– The Cybernetic Nature of Ecosystems, *The American Naturalist*, 118 : 886-895
PEARL, R., 1937.– On Biological Principles affecting Populations : Human and Other, *The American Naturalist*, 71 . 50-68.
PEPPER, S.C., 1926.– Emergence,*The Journal of Philosophy*, XXIII, 9 : 241-247.
PHILLIPS, J., 1931.– The biotic community, *Journal of Ecology*, 19 : 1-24.
PHILLIPS, J., 1934.– Succession, development, the climax and the complex organism : an analysis of concept, 1, *Journal of Ecology*, 22 : 554-571.
PHILLIPS, J., 1935.– Succession, development, the climax and the complex organism : an analysis of concept, 2-3 *Journal of Ecology*, 23 : 210-246, 488-508.
SALT, G.W., 1979.– A comment on the use of the term *emergent properties*, *The American Naturalist*, 113 : 145-149.
SMUTS, J., 1926.– *Holism and Evolution*, McMillan, New-York.
TANSLEY, A., 1935.– The use and abuse of vegetational concepts and termes, *Ecology*, 16 : 284-307. (Trad. fr. : dans DROUIN, J.M., *La Naissance du concept d'écosystème*, Université Paris-1, These de Doctorat, 1984).
TAYLOR, P.J. & BLUM, A.S., 1991.– Ecosystem as Circuits : Diagrams and the Limits of Physical Analogues, *Biology and Philosophy*, 6 : 275-294.
WHITEHEAD, A N., 1919.– *The Concept of the Nature*, The Tarner Lectures delivered in Trinity College, University Press, Cambridge
WIENER, N., 1948.– *Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine*, M.I.T. Press, Cambridge, (Mass.).
WOODGER, J.H., 1932.– Some Apparently Unavoidadable Characteristics of Natural Scientific Theory, *Proceedings of the Aristotelian Society*, XXXII (Feb.) : 95-120.
WORSTER, D., 1977.– *Nature's Economy*, Cambridge University Press ; (Trad. fr. : *Les pionniers de l'écologie*, Sang de la terre. Paris, 1992).

REMERCIEMENTS

J'exprime mes remerciements à tous ceux qui ont facilité mon travail et ma réflexion. En particulier je tiens à souligner l'apport essentiel qui m'a été donné par les membres du Laboratoire d'Écologie générale de Brunoy : P. BLANDIN, G. VANNIER, R. DAJOZ, J.-F. DAVID, L. PALKA. Je remercie aussi pour l'aide matériel et les conseils P. ACOT.

RÉSUMÉS DE THÈSES

A.-J. FRANCEZ. – ***Production primaire et accumulation de matière organique dans les tourbières à Sphaignes des Monts du Forez (Puy-de-Dôme). Influence des activités humaines sur leur fonctionnement et leur évolution.*** **Thèse de doctorat de l'Université P. et M. Curie (Paris 6), spécialité écologie, soutenue le 5 mars 1991. 320 p., 78 figs. et 53 tabls. JURY : R. BARBAULT (Paris 6), Président, J.-P. LARPENT (Clermont-Ferrand) et J.-C. LEFEUVRE (Rennes), rapporteurs ; B. ELKAIM (Paris 6), P. LOISEAU (Clermont-Fd), directeur de thèse, et H. VASANDER (Université d'Helsinki).**

Ce travail s'était fixé pour but de contribuer à la connaissance de la structure, du fonctionnement et de l'évolution de l'écosystème tourbière en conditions naturelles et sous l'influence de divers facteurs anthropiques.

La recherche a été articulée autour de trois thèmes :

• analyse globale du fonctionnement et quantification du blocage des cycles biogéochimiques, carbone et azote en particulier, avec suivis de la production primaire et de la décomposition à différentes échelles de perception ;

• expérimentation en conditions contrôlées afin d'appréhender quantitativement les processus de disparition ou de régénération ; on s'est attaché à provoquer des dysfonctionnements et à analyser leurs effets sur l'évolution de la tourbière ;

• confronter les résultats obtenus et tester les modèles définis dans le cadre théorique des successions écologiques.

Le mémoire comprend, en plus de l'introduction et des conclusions générales, 4 parties :

• Caractéristiques générales des sites ;

• Production primaire des stades successionnels de la tourbière non modifiée de Côte de Braveix ;

• Evolution du bas-marais à *Carex rostrata* et *Sphagnum fallax* sous l'influence de différents traitements agronomiques (tourbière des Pradeaux) ;

• Décomposition et accumulation de la matière organique en sites vierges et modifiés.

1) Introduction

Après avoir rappelé les conditions d'initiation et d'évolution des tourbières, on a dressé un bilan des travaux français et étrangers sur le fonctionnement de cet écosystème. On a exposé les objectifs de la recherche qui s'intègre dans un programme à long terme, soutenu par divers organismes français et européens.

2) Caractéristiques générales des sites

Les deux tourbières à Sphaignes étudiées se situent à l'est du Massif central, sur la commune de Saint-Anthème (63), à 1250 et 1350 m d'altitude. Les expérimentations ont débuté en 1986.

Une description et une carte sommaire des groupements végétaux de bas- et de haut-marais permettent de caractériser les principaux stades de la succession écologique.

La climatologie générale et les conditions microclimatiques des différents faciès étudiés, températures en particulier (évolution saisonnière à différentes profondeurs), sont exposées.

Les profils physicochimiques verticaux de chaque tourbière sont commentés, notamment les relations entre la densité apparente et le C/N ainsi que les variations des constituants des parois cellulaires (CHS, cellulose, hémicelluloses, lignine).

Les conditions hydrologiques et leurs conséquences écologiques sont discutées. Les estimations de conductivité hydraulique oscillent entre 10^{-6} cm s^{-1} à - 80 cm, dans la catotelme (couche profonde de tourbe constamment saturée en eau), et 1,5 x 10^{-4} $cm.s^{-1}$ à - 20 cm, dans l'acrotelme (couche superficielle désaturée périodiquement).

A partir de relevés piézométriques et pluviométriques décadaires, on a tenté d'établir, pour 1987, un bilan annuel de l'eau dans les 2 haut-marais : les précipitations constituent les seuls apports hydriques ont été de 1100 mm, l'évapotranspiration a été estimée à 540 et 620 mm et le ruissellement à 360 et 490 mm, l'infiltration et la variation de stock sont considérées comme nulles pour la période d'étude.

3) Production primaire de la tourbière non modifiée

Dans chacun des 3 stades d'évolution, on a décrit la dynamique des phytomasses, biomasses et nécromasses épigées, hypogées et muscinales. A partir de ces résultats, on a pu quantifié la production annuelle et mesuré les taux de renouvellement de la biomasse à l'échelle des différents stades, des principaux végétaux et des 3 strates.

La production primaire annuelle varie entre 900 et 950 gMS m^{-2} an^{-1} ; il n'y a pas de différence significative entre chacun des stades d'évolution de la tourbière. Le flux d'azote est proche de 10 gN m^{-2} an^{-1}.

La contribution des racines aux flux de carbone et d'azote augmente du bas- vers le haut-marais alors que celle des Sphaignes diminue significativement. Le fonctionnement paraît axé sur la constitution de réserves. Toutefois, dans le bas-marais moins déficient en éléments nutritifs, les plantes vivent davantage sur le milieu (eau) et l'accumulation de biomasse racinaire est moindre.

4) Evolution du bas-marais sous l'influence de traitements agronomiques

La gestion agronomique ne provoque pas de modification de la composition floristique ; en revanche, la composition botanique est modifiée. Les apports de nutriments entraîne une régression très marquée des Sphaignes, leur contribution spécifique passe de 50 à moins de 10 %, une année après la date d'apport ; les végétaux de prairies humides se développent (*Agrostis stolonifera* et *Festuca rivularis* essentiellement).

Les apports en nutriments ont une influence positive sur la production. La biomasse estivale est multipliée par 5 avec NPKCa (420 gMS m^{-2}) et par 3 avec PKCa (250 gMS m^{-2}) alors que la valeur mesurée sur le témoin est de 80 gMS m^{-2}.

L'étude de la nutrition montre que le peuplement végétal du bas-marais à *Carex rostrata* et *Sphagnum fallax* est carencé en azote, phosphore et potassium

L'activité microbiologique du sol est renforcée avec la fertilisation : le nombre de germes et l'amylolyse augmentent significativement mais la cellulolyse n'est pas stimulée.

5) Décomposition et accumulation de matière organique

La décomposition de la matière organique est faible ; la perte de litière en 1 an n'excède pas 40 % de la quantité de matériel initialement déposé à la surface de la tourbière.

Un apport de nutriments provoque l'accélération du processus sur les litières de *Carex* mais n'a aucun effet significatif sur celles de *Sphagnum*

L'étude de la décomposition en profondeur montre que finalement, ce sont un peu plus de 10 % de la production primaire totale annuelle qui sont accumulés sous forme de tourbe dans la catotelme. Ainsi, 90 % sont décomposés lors du transit dans l'acrotelme dont le taux de renouvellement a été estimé à 10 ans. Le taux relatif de décomposition dans cette couche a été évalué à 0,27 an^{-1} ; cette valeur est plus élevée que celles précisées dans les travaux scandinaves et britanniques ; en revanche, le taux relatif moyen de décomposition calculé pour la catotelme est très comparable : 6,0 x 10^{-4} an^{-1} .

L'analyse des cycles de C, N, P, K, Ca et Mg montre que les apports et l'exportation de matière sèche (conduite en fauche) provoquent des modifications importantes des flux de matière. Les entrées dans la catotelme sont réduits. Les bilans mettent également en évidence le rôle très limité des apports météoriques pour satisfaire les besoins nutritifs du peuplement végétal, la minéralisation de la matière organique constituant la principale source

6) Conclusions générales : évolution et gestion

Le travail a permis de préciser les processus de fonctionnement de l'écosystème tourbière dans le Massif central français grâce notamment à l'étude simultanée en sites vierges et modifiés expérimentalement.

La production primaire est plus élevée que dans les tourbières scandinaves et britanniques mais la quantité de matière organique qui s'accumule finalement sous forme de tourbe n'apparaît pas fondamentalement différente selon les latitudes.

L'étude du blocage des cycles a permis d'évaluer à 650 gMS m^{-2} an^{-1} la quantité de matière organique qui entre annuellement dans l'acrotelme. Le rapport de la production à l'accumulation de 1ère année est de 1,5 dans le bas-marais et de 1,4 dans le haut-marais, celui du flux au stock d'azote est de 1,2 dans tous les stades d'évolution considérés. La quantité de matière organique qui pénètre dans la catotelme et constitue la tourbe en tant que telle est de 106 gMS.m^{-2}.an^{-1}.

Les expérimentations dans le bas-marais oligotrophe montrent que, malgré l'affleurement pratiquement permanent de la nappe dont le niveau ne descend jamais en dessous de - 20 cm, le traitement en fauche avec apports de nutriments débouche sur la modification du fonctionnement de l'écosystème : on observe la transformation d'un système fermé, à recyclage interne à la plante fort et à accumulation importante, vers un système ouvert caractérisé par une augmentation des pertes et de l'activité microbiologique ainsi qu'un recyclage interne moins efficace.

Catherine JULLIOT.– ***Utilisation des ressources alimentaires par le singe hurleur roux,*** **Alouatta seniculus** ***(Atelidae, Primates), en Guyane : impact de la dissémination des graines sur la régénération forestière.*** **Thèse de Doctorat en Sciences de la Vie - 224 p. + annexes, soutenue le 18 décembre 1992, Université de Tours. Jury : M. HUIGNARD, Président, Mme A. GAUTIER-HION, rapporteur, M. C.M. HLADIK, rapporteur, MM. P. CHARLES-DOMINIQUE, R.D. MARTIN, G. PERIQUET, H. PUIG**

La problématique de ce travail consistait en l'étude des relations entre les singes hurleurs roux (*Alouatta seniculus*) et les plantes qui leur sont associées, afin de déterminer l'impact de ces primates consommateurs de fruits et disséminateurs de graines sur la régénération de la forêt tropicale.

Les observations ont été effectuées aux cours de 19 mois de terrain répartis sur deux années (avril 1988 à mai 1990) à la station des Nouragues en Guyane française. Un vingtième mois de terrain a également été effectué (août 1990) pour compléter certaines données botaniques.

Dans un premier chapitre, nous avons présenté, d'une part l'espèce étudié, *Alouatta seniculus*, en la situant par rapport aux autres espèces du genre *Alouatta*, et d'autre part le site d'étude. La station des Nouragues se situe en plein coeur du massif forestier guyanais, à environ 100 km de Cayenne. La forêt est de type forêt dense équatoriale, ombrophile sempervirente et se caractérise par une grande richesse spécifique tant animale que végétale. Six espèces de primates sont présentes sur le site d'étude, dont le singe hurleur roux. Les singes hurleurs se caractérisent par de longues vocalisations à caractère territorial qu'ils émettent principalement la nuit.

En seconde partie, après avoir déterminé l'organisation de la population de singes hurleurs, ainsi que l'emplacement et la taille des domaines vitaux, nous avons analysé les modalités de l'utilisation de l'espace et les rythmes d'activité d'un groupe social, en nous attachant plus particulièrement aux relations avec

la distribution et la disponibilité des ressources alimentaires.

A la station des Nouragues, la densité de Singes hurleurs varie entre 17 et 22 ind./km². Les groupes sociaux, de 2 à 10 individus, sont constitués d'1 mâle adulte, de 1 à 3 femelles adultes et de leurs descendants. La taille du domaine vital du groupe social étudié est de 45 ha et présente environ 30% de chevauchement avec les domaines des groupes voisins. Plusieurs confrontations observées avec les groupes voisins permettent d'envisager un comportement territorial des singes hurleurs, la taille du territoire du groupe étudié étant alors de 35 ha environ. Bien que les hurleurs exploitent principalement la périphérie de leur territoire, les variations mensuelles de l'utilisation de l'espace sont liées, essentiellement pendant les mois de faible disponibilité des fruits, à la distribution des principales ressources en fruits ou en fleurs. Les singes hurleurs sont inactifs la majeure partie de la journée (65 % des temps d'observation), le temps alloué aux activités alimentaires et aux déplacements étant respectivement de 19 % et 14 %. De ce fait, les distances journalières parcourues sont relativement faibles avec une moyenne de 700 m/jour. Cependant, de même que pour l'exploitation de l'espace, nous avons observé des variations des rythmes d'activité et des distances parcourues en fonction de la disponibilité des ressources alimentaires et de la composition du régime des hurleurs. En règle générale, plus leur régime alimentaire est frugivore, plus les hurleurs sont actifs et leurs déplacements journaliers importants.

Par ailleurs, les hurleurs fréquentent principalement les strates supérieures de la végétation, quel que soit le type d'activité (repos, locomotion, alimentation). Les arbres utilisés comme dortoirs sont généralement des arbres de la canopée ou des émergents. Les hurleurs possèdent un nombre limité de dortoirs sur tout leur territoire, dont quelques uns sont fréquentés de façon régulière tout au long de l'année.

Dans le troisième chapitre, nous avons analysé l'exploitation des ressources alimentaires par les singes hurleurs, en insistant plus particulièrement sur la frugivorie.

Les singes hurleurs sont strictement végétariens. Leur régime alimentaire, à la station des Nouragues, se compose de 57 % de feuilles, 25 % de fruits et 12 % de fleurs, avec une dominance des jeunes feuilles et des fruits matures. Ils consomment également de petites quantités de terre provenant de termitières, et plus rarement du bois ou de la mousse. Au total, 195 espèces végétales, représentant 47 familles, ont été exploitées par le groupe, dont 97 espèces pour les fruits, 96 pour les feuilles et 35 pour les fleurs. Alors que les jeunes feuilles constituent la base de leur alimentation,, les variations saisonnières du régime dépendent essentiellement de la disponibilité en fruits et en fleurs. Dans notre étude, les hurleurs sont peu sélectifs, puisque au moins 40 espèces sont nécessaires pour atteindre 50 % du régime alimentaire. Toutefois, l'indice de diversité du régime alimentaire mensuel est relativement faible, quelques espèces principales constituant, chaque mois, la plus grande part de l'alimentation, alors que la majorité des espèces ne sont que faiblement représentées. L'alimentation des hurleurs, sur notre site, montre une nette dominance de la famille des Sapotaceae qui peut s'expliquer par l'abondance de cette famille dans le milieu. L'analyse préliminaire des taux de consommation des familles en fonction de leur densité dans le milieu a, en effet, mis en évidence une forte corrélation entre ces deux variables. La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus dans les études précédentes sur le genre *Alouatta* démontre que la diversité du régime alimentaire des singes hurleurs est étroitement liée à celle de leur habitat.

Malgré la dominance des feuilles dans le régime alimentaire des singes hurleurs, leur consommation de fruits est loin d'être négligeable ; les fruits représentent même, à certaines périodes de l'année, la part la plus importante de leur alimentation. Les singes hurleurs exploitent principalement des fruits à pulpe succulente et de couleur vive. Bien que la consommation d'une espèce donnée soit généralement liée à son abondance dans le milieu, mais aussi à la disponibilité des autres espèces au même moment, certaines espèces sont nettement préférées à d'autres. Les deux critères de choix principaux sont la taille et la couleur du fruit, les hurleurs ayant une certaine préférence pour les fruits jaunes de taille moyenne.

Enfin, dans le dernier chapitre, nous avons abordé le rôle des singes hurleurs dans la dissémination des graines et l'impact de cette dissémination sur la régénération forestière.

Bien qu'ils consomment des fruits de caractéristiques morphologiques très diverses, les singes hurleurs sont associés à la dissémination des espèces dont les fruits présentent une enveloppe externe indurée et indéhiscente, qui ne peuvent être consommés par les oiseaux ou les chauves-souris, et/ou des graines de grande taille, que les animaux frugivores de plus petite taille ne peuvent ingérer. Ceci est le cas, en particulier, pour la famille des Sapotaceae dont la plupart des fruits présentent simultanément ces deux caractéristiques et dont les hurleurs sont parmi les principaux consommateurs.

Sur les 90 espèces consommées pour leurs fruits mûrs, les hurleurs disséminent par endozoochorie 86 d'entre elles sans que leurs graines soient endommagées. La détermination des principales caractéristiques de la dissémination des graines par les hurleurs nous a permis de définir leur mode de dissémination des graines. Celui-ci peut être résumé par les points suivants :

1 - dissémination par endozoochorie de près d'une centaine d'espèces végétales et de plus d'un million de graines par an, pour un groupe de six individus,

2 - maintien du pouvoir germinatif des graines après leur passage dans le tractus digestif du hurleur,

3 - lenteur du transit intestinal (en moyenne de 20h40) et rythme bimodal de défécation qui fait que 60% des défécations sont localisées au niveau des dortoirs.

Tous ces points mettent en évidence une concentration de graines des espèces consommées par les singes hurleurs au niveau de leurs dortoirs. Les recensements des plantules de sept espèces végétales exploitées pour leurs fruits mûrs et disséminées par les hurleurs ont été effectués sur cinq parcelles de 40 m x 32 m comprenant un dortoir de singes hurleurs et comparés à cinq parcelles témoins. On observe un effet positif de la dissémination des graines par les singes hurleurs sur l'abondance des plantules, pour 5 des 7 espèces considérées (*Parahancornia fasciculata*, *Virola michelii*, *Minquartia guianensis*, *Quiina obovata* et *Chrysophyllum lucentifolium*). Une analyse biométrique de la répartition spatiale des plantules a permis de mettre en évidence un mode structuré de la répartition des plantules sur les parcelles comprenant un dortoir de singes hurleurs, les plantules étant distribuées en agrégats autour des points de défécation des singes hurleurs, alors que leur distribution est aléatoire sur les parcelles témoins. Par ailleurs, l'analyse du contenu de la banque de graines du sol a montré que l'action disséminatrice des hurleurs

modifiait la composition floristique du stock de graines du sol, en favorisant l'abondance des espèces consommées par les hurleurs. Ces stocks sont, de plus, significativement supérieurs sous les dortoirs des hurleurs par rapport aux autres sites.

Il apparaît donc que la concentration de graines d'espèces particulières à proximité des dortoirs des singes hurleurs modifie le potentiel de régénération de la forêt de façon très localisée, ce qui pourrait influencer la future structure floristique de la forêt en favorisant son hétérogénéité spatiale.

Dans la conclusion générale, les résultats ont été discutés en fonction des théories portant sur quatre grands thèmes principaux :

• la stratégie alimentaire du singe hurleur. Celle-ci repose essentiellement sur la disponibilité des ressources alimentaires, et plus particulièrement des fruits. Bien que les hurleurs aient une préférence marquée pour les fruits, ceux-ci ne sont majoritaires que pendant les périodes de fructification maximale. Au lieu d'augmenter leur activité de recherche des fruits pendant les périodes de moindre abondance, les hurleurs augmentent la part des feuilles dans leur alimentation. Cette ressource moins nutritive est toujours disponible et très abondante, ce qui leur permet de diminuer leurs déplacements et de minimiser ainsi leurs dépenses énergétiques. En adaptant leur régime alimentaire à la disponibilité du milieu, les singes hurleurs agissent comme des opportunistes. Cependant, alors que les singes hurleurs ont longtemps été classés parmi les primates folivores, il nous semble plus exact de les considérer comme des frugivores-folivores.

• la frugivorie chez le singe hurleur. Le choix des fruits consommés par les hurleurs présente certaines analogies avec leur stratégie alimentaire. En effet, les hurleurs consomment un nombre important d'espèces végétales pour leurs fruits mûrs, ces fruits ayant des caractéristiques morphologiques très diverses. Les hurleurs peuvent donc être considérés comme des « frugivores opportunistes ». Toutefois, s'ils se comportent comme des frugivores « non-spécialisés » pour un grand nombre d'espèces, ils peuvent être considérés comme des frugivores « spécialisés » pour certaines espèces dont ils sont les principaux consommateurs et qui correspondent à un syndrome particulier, comme c'est le cas pour les Sapotaceae.

• les relations plantes-disséminateurs. L'association entre les singes hurleurs et la famille des Sapotaceae pour la dissémination des graines est probablement valable dans toutes les forêts tropicales où ces deux familles sont en présence. Les relations mutualistes, entre les primates et les végétaux dont les fruits ont des caractéristiques morphologiques particulières, pourraient être interprétées comme un phénomène de « coévolution diffuse » entre deux groupes phylétiques, même si les espèces actuelles ne sont pas forcément à l'origine de ce processus qui a pu être mis en place depuis les temps géologiques par des partenaires différents.

• l'impact de la dissémination des graines par les hurleurs sur la régénération forestière. Les singes hurleurs sont des disséminateurs efficaces dans le sens où ils disséminent un grand nombre d'espèces, sans affecter leur pouvoir de germination, sur des sites où la plupart d'entre elles vont pouvoir germer et se développer. Les autres espèces, dont la germination et la croissance nécessitent une luminosité supérieure à celle du sous-bois où les hurleurs disséminent généralement les graines, sont cependant capables de rester en dormance dans le sol et constituent la banque de graines du sol qui est un élément important dans les mécanismes de la régénération forestière. Par ailleurs, bien que les différents facteurs de mortalité des graines et des plantules soient principalement dépendants de la densité, nos résultats ont montré que la concentration de graines sur les sites dortoirs par les défécations des singes hurleurs modifiait de façon significative le peuplement de plantules et le stock de graines du sol. La dissémination par les hurleurs pourrait donc entraîner une distribution hétérogène des espèces exploitées par ces primates qui pourrait être mise en évidence par le recensement des pieds adultes sur de grandes superficies.

MOTS-CLES : *Alouatta seniculus*, Guyane française, alimentation, frugivorie, dissémination, régénération forestière.

QUETZAL COMMUNICATIONS
EDITION SCIENTIFIQUE
CRÉATION GRAPHIQUE
CARTOGRAPHIE - PAO
28, rue des Cailloux
92130 Clichy
(1) 47.30.24.48

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Ce numéro du Bulletin d'Écologie a été réalisé
par QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société d'Écologie

Flashage et impression par PARAGRAPHIC
31240 L'UNION (Toulouse) - Tél. (16) 61.74.27.67
Dépôt légal : Mai 1993

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1990)

Le **Bulletin d'Ecologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du ***Bulletin***, figures, tableaux bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 X 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le « summary » en anglais d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du ***Bulletin***, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

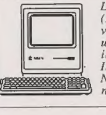
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology.* Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction .

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 24

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E	150 F	275 F	425 F
AUTRES PAYS	150 F	350 F	500 F
Étudiants et Stagiaires	75 F	140 F	215 F
COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520 F
Agence et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

c/O Secrétariat Faune-Flore,

57 rue Cuvier - 75231 PARIS Cedex

Tél. 43.36.54.22 - C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances devront être adressées directement à :

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Laboratoire d'Écologie Générale - Muséum National d'Histoire Naturelle - 4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy

Téléphone : 60.46.48.51. Télécopie : 60.46.57.19.

IMPORTANT *: Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.***